

Berichte
aus dem

Institut für Meereskunde

an der

Christian-Albrechts-Universität Kiel

DOI 10.3283/IFM-BER-266

Nr. 266

**Einfluß der Hydrographie auf die Vertikal-
verteilung und Sterblichkeit der Eier des
Ostseedorsches (*Gadus morhua callarias*)
im Bornholmbecken, südliche zentrale Ostsee**

von

K. Wieland

1995

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde
Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20
24105 Kiel

ISSN 0341-8561

**Diese Arbeit wurde von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Kiel als Dissertation angenommen.**

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Dietrich Schnack für die Betreuung und Unterstützung der Arbeit.

Herzlich bedanken möchte ich mich bei:

Dr. Friedrich-Wilhelm Köster für die gute Zusammenarbeit im Rahmen der Fallstudie zum Reproduktionserfolg des Dorsches in der zentralen Ostsee und für die Bereitstellung unveröffentlichter Daten der ICES "Working Group on Multispecies Assessment in the Baltic",

Prof. Dr. Harald Rosenthal für die Beratung bei der Konzeption der experimentellen Untersuchungen und Dr. Uwe Waller für die gute Kooperation bei der Entwicklung und dem Betrieb der Versuchsanlage,

den technischen Angestellten Rudolf Lühje und Dirk Jarosch und Dipl.-Biol. Francisco Zuzarte für die enge Zusammenarbeit bei der Vorbereitung und Durchführung der Forschungsfahrten,

Dr. Ole Bagge und seinen Mitarbeitern für die Gastfreundschaft auf den Seereisen mit FS Dana,

Dr. Alajos Müller für die Organisation der Probennahme während der Reise mit FS Poseidon im Juni 1988 und auf den Fahrten mit FK Alkor im April, Mai und Juni 1989,

der Schiffsführung und Besatzung von FS Alkor, FK Littorina, FS Poseidon und FS Dana sowie den übrigen Teilnehmern der Seereisen für ihren tatkräftigen Einsatz bei den Feldarbeiten,

Dr. Joachim Gröger für die Beratung bezüglich einiger statistischer Auswertungsverfahren,

Dipl.-Biol. Simone Ohldag ihre Hilfsbereitschaft bei der Vorbereitung der experimentellen Untersuchungen,

den studentischen Hilfskräften Yasmin Göbel, Nicola Hillgruber und Dörte Meyn für ihre Hilfe beim Sortieren der Planktonproben,

sowie Dipl.-Biol. Dietrun Petersen und Dipl.-Biol. Christina Hiegel für ihre Unterstützung bei der Fertigstellung dieser Arbeit.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1 Einleitung	1
2 Material und Methode.....	6
2.1 Experimente zur Entwicklung der Eier bei unterschiedlichen Temperaturen und Sauerstoffgehalten	6
2.1.1 Versuchsmaterial	6
2.1.2 Versuchsaufbau	7
2.1.3 Beschreibung der Entwicklungsgeschwindigkeit	10
2.1.4 Bestimmung des Entwicklungserfolges.....	12
2.2 Feldstudien zum Einfluß der Hydrographie auf die Verteilung und Sterblichkeit der Eier	13
2.2.1 Probennahme	13
2.2.2 Probenbearbeitung	17
2.2.3 Berechnung der Eisterblichkeit.....	17
2.2.3.1 Abschätzung der Abundanz an Eiern im Gesamtgebiet.....	18
2.2.3.2 Bestimmung der für die Eientwicklung relevanten Umgebungstemperatur	20
2.2.3.3 Berechnung von Sterblichkeitskoeffizienten	22
3 Ergebnisse	25
3.1 Experimente zur Eientwicklung.....	25
3.1.1 Entwicklungsgeschwindigkeit bei unterschiedlichen Temperaturen und Sauerstoffgehalten	25
3.1.2 Entwicklungserfolg in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt	29
3.2 Hydrographie.....	32
3.2.1 Jahreszeitlicher Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration im zentralen Bornholmbecken	32

	Seite
3.2.2 Verteilung von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration entlang ausgewählter hydrographischer Schnitte.....	38
3.3 Verteilung und Sterblichkeit der Eier	43
3.3.1 Häufigkeit vor dem Fang abgestorbener Eier	43
3.3.2 Vertikalverteilung der Eier mit Bezug auf die hydrographischen Bedingungen	45
3.3.3 Tiefeneinstellung der verschiedenen Eistadien.....	53
3.3.4 Horizontalverteilung und Umgebungstemperatur der Eier.....	56
3.3.5 Häufigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien.....	63
3.3.6 Sterblichkeit der Eier	65
3.3.7 Saisonproduktion an Eiern und Jahrgangsstärke	70
3.3.8 Einfluß der Hydrographie auf den Entwicklungserfolg.....	71
4 Diskussion	75
4.1 Einfluß von Temperatur und Sauerstoffgehalt auf die Eientwicklung	75
4.2 Vertikalverteilung der Eier in Abhängigkeit von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration	80
4.3 Abundanz und Saisonproduktion der einzelnen Eistadien	83
4.4 Eisterblichkeit.....	86
4.5 Bedeutung der Hydrographie für den Reproduktionserfolg	89
5 Zusammenfassung.....	93
6 Literaturverzeichnis	96
7 Anhang	106

1 Einleitung

Untersuchungen zur Verteilung und Häufigkeit der Eier und Larven mariner Fischarten sind in der Fischereibiologie von zentralem Interesse, da sie einerseits retrospektiv Aussagen über die Laichbestandsbiomasse erlauben und andererseits Abschätzungen der zu erwartenden Rekrutierung ermöglichen (Saville & Schnack 1981). Sie können wichtige Informationen über die Umweltbedingungen liefern, denen die frühen Jugendstadien im Verlauf ihrer Entwicklung ausgesetzt sind, und bilden die Grundlage für Abschätzungen der Ei- und Larvensterblichkeit. Beides ist sowohl für die Rückberechnung der Größe des Elternbestandes als auch für die Beurteilung der Vorhersagen zukünftiger Jahrgangsstärken von grundlegender Bedeutung.

Während der Ei- und Larvalphase sind die Sterblichkeitsraten in der Regel relativ hoch und sehr variabel (Dahlberg 1979, McGurk 1986, Bradberg 1992), so daß bei der hohen Eiproduktion, wie sie für marine Nutzfischarten typisch ist, geringe Schwankungen der Sterblichkeit ausgeprägte Variationen in der Rekrutierung hervorrufen können (Houde 1987, Beyer 1989). Hierbei muß die Jahrgangsstärke aber nicht unbedingt während einer einzelnen kritischen Periode, z. B. der frühen Larvalphase (Hjort 1914, May 1974), festgelegt werden. Variationen in der Rekrutierung können auch mit den Auswirkungen spezifischer Umweltbedingungen auf eine Reihe von Stadien während der Entwicklung vom Ei bis zum Jungfisch im Zusammenhang stehen (Saville & Schnack 1981, Bradberg 1992). Andererseits kann die Jahrgangsstärke bereits weitgehend durch die Häufigkeit der Eier bestimmt werden, sofern, wie bei der Nordseescholle, die Rekrutierung über eine dichteabhängige Sterblichkeit der nachfolgenden Entwicklungsstadien reguliert wird (Zijlstra & Witte 1985, Bradberg 1992).

In der Ostsee tritt der Dorsch in zwei verschiedenen Formen auf, dem Beltseedorsch (*Gadus morhua morhua* L.) in der westlichen Ostsee und dem eigentlichen Ostseedorsch (*Gadus morhua callarias* L.) in der zentralen Ostsee östlich von Bornholm (Bagge & Steffensen 1989). Die Trennung der beiden Bestände ist durch meristische Merkmale (Schmidt 1930), biochemische Untersuchungen (Sick 1965, Jamieson & Otterlind 1971) und zahlreiche Markierungsexperimente belegt (Aro 1989). Die Brackwasserbedingungen der Ostsee erfordern dabei spezielle Anpassungen der Laichgewohnheiten, die sich beim Ostseedorsch insbesondere in der Beschränkung der Verbreitung der Eier auf die tiefen Becken der zentralen Ostsee (Abb. 1)

ausdrücken (Kändler 1944).

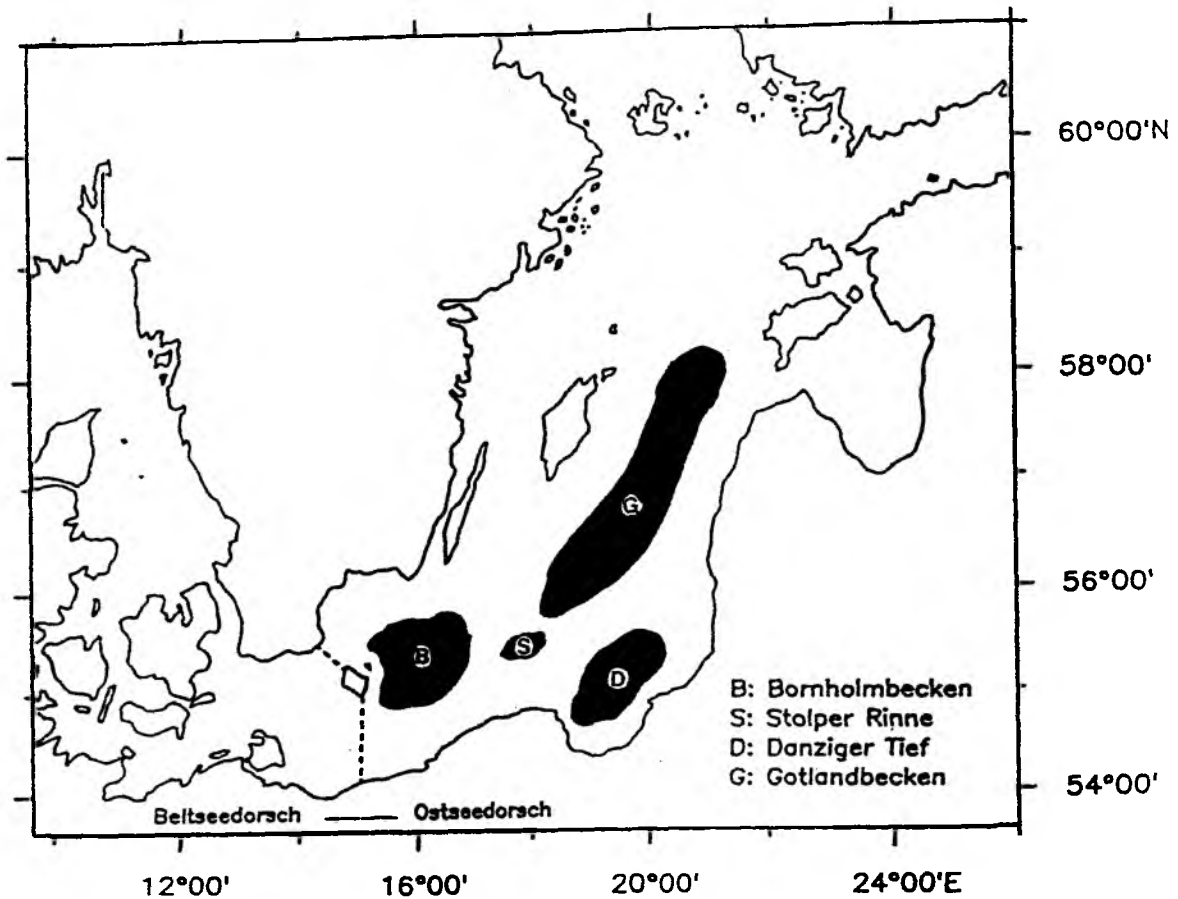


Abb. 1: Laichgebiete des Dorsches in der zentralen Ostsee.

Zur Verteilung der Eier und Larven des Dorsches in der Ostsee sind zahlreiche Untersuchungen durchgeführt worden, die die hohe Bedeutung des Bornholmbeckens im Vergleich zu den übrigen Laichgebieten in der zentralen Ostsee herausstellen (Kändler 1944, Lindblom 1973, Grauman 1974, Krenkel 1981). Der Ostseedorsch laicht später im Jahr als andere Kabeljau - Bestände und zeigt darüberhinaus eine relativ weite Ausdehnung der Laichperiode. Dorscheier können im Bornholmbecken von Februar (Lebedek 1978) bis Oktober (Kändler 1944) auftreten, wobei die größten Häufigkeiten in der Regel im Mai zu beobachten sind und die Eier sich in dem von der 80 m Tiefenlinie eingeschlossenen Areal konzentrieren (Kändler 1944, Müller & Bagge 1984). Dauer und Höhepunkt der Laichzeit unterliegen dabei jedoch jährlichen

Schwankungen, da das Laichgeschehen von der Wassertemperatur beeinflusst wird (Berner 1960). Bedingt durch ihre Schwebfähigkeit kommen Dorscheier in der zentralen Ostsee nicht in der salzarmen Deckschicht, sondern erst unterhalb der Halokline im Tiefen- und im Bodenwasser bei z. T. sehr unterschiedlichen Temperaturen und Sauerstoffgehalten vor (Müller & Pommeranz 1984, Wieland 1988).

Die hydrographischen Bedingungen in der zentralen Ostsee unterliegen nicht nur jahreszeitlichen Schwankungen, sondern werden in großem Maße von unperiodischen Änderungen bestimmt. Neben dem thermohalinen Geschehen und der damit verbundenen jahreszeitlichen Variation von Temperatur und Salzgehalt (Franck 1985) sowie dem Jahresgang der Sauerstoffkonzentration in der Deckschicht (Nehring & Francke 1988, Nehring 1990a, 1990b) sind Austauschvorgänge unterhalb der Salzgehaltssprungschicht von besonderer Bedeutung (Matthäus 1990, Nehring & Matthäus 1991). Für das Bornholmbecken sind darüberhinaus Warmwassereinschübe im Zwischenwasser aus dem Arkonabecken typisch (Franck 1985). Stärkere Salzwassereinbrüche, bei denen sauerstoffreiches Tiefenwasser von Nordwesten über das Bornholm-gatt in das Bornholmbecken eindringt, das ehemalige Bodenwasser verdrängt und über die Stolper Rinne zum Danziger Tief und zum Gotlandbecken vordringt, treten relativ selten auf, so daß es zu ausgedehnten Stagnationsperioden kommen kann (Matthäus & Franck 1992). Für die Erneuerung des Tiefenwassers im Bornholmbecken sind über mehrere Tage anhaltende, starke Westwindlagen notwendig (Matthäus & Franck 1992), während der Weitertransport des Bodenwassers aus dem Bornholmbecken über die Stolper Rinne in das Gotlandbecken am effizientesten bei nördlichen und östlichen Winden erfolgt (Krauss & Brügg 1991). In den 80'er Jahren wurden keine derart starken Einstromlagen beobachtet, so daß die Verhältnisse im Tiefenwasser des Gotlandbeckens und im Danziger Tief kaum noch ein erfolgreiches Laichen des Ostseedorsches erlaubten (Uzars et al. 1991), und der Reproduktionserfolg im wesentlichen von den Bedingungen im Bornholmbecken abhing (Bagge et al. 1993).

Nach exemplarischen im Bornholmbecken durchgeführten Untersuchungen von Bagge & Müller (1977), Bagge et al. (1978) und Wieland (1988) ist beim Ostseedorsch mit einer relativ hohen Eisterblichkeit zu rechnen. Diese Abschätzungen beruhen auf der Annahme, daß die Anzahl Eier in einer Kohorte exponentiell mit dem Alter abnimmt, und diese Abnahme durch den Vergleich

der Abundanzen aufeinanderfolgender Eistadien dividiert durch die Stadiendauer erfaßt werden kann. Zur Definition der einzelnen Stadien wurden morphologische Merkmale und Altersangaben nach Apstein (1909) verwendet. Ein anderer methodischer Ansatz basiert darauf, die Überlebensraten für die gesamte Eiphasse gewichtet an dem Verhältnis der lebenden und der toten Eier in den einzelnen Entwicklungsstadien einer 4-stufigen Einteilung zu bestimmen (Plikshs pers. Mittlg.). Mit diesem Verfahren erhielten Grauman (1973, 1974), Antonovicha et al. (1978), Krenkel (1981), Grauman & Yula 1989, Bulgakova & Grauman (1990) und Plikshs et al. (1993) niedrigere Sterblichkeitswerte, vor allem für Jahre mit Einstromlagen.

In verschiedenen Studien wurde der Einfluß der Umweltbedingungen in der zentralen Ostsee auf die Jahrgangsstärke untersucht (Berner et al. 1989, Kosior & Netzel 1989, Lablaika et al. 1989). Die Ergebnisse dieser Arbeiten sowie die Beobachtungen zur Vertikalverteilung der Dorscheier im Bornholmbecken (Müller & Pommeranz 1984, Wieland 1988) weisen daraufhin, daß ungünstige Sauerstoffsituationen die Rekrutierung des Ostseedorsches substantiell beeinflussen können. Die Mechanismen, die den Reproduktionserfolg beim Ostseedorsch bestimmen, konnten dabei jedoch noch nicht befriedigend aufgezeigt werden, zumal Zeitserien zur Vertikalverteilung der Eier bei unterschiedlichen hydrographischen Bedingungen bislang genausowenig vorlagen wie eine experimentelle Absicherung der Auswirkung niedriger Sauerstoffkonzentrationen auf den Entwicklungserfolg der Eier.

Der Einfluß der Temperatur auf die Embryonalentwicklung beim Kabeljau ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Eine entsprechende Übersicht, die neben anderen Fischarten auch verschiedene Kabeljau-Bestände des Nordatlantiks behandelt, geben Page & Frank (1989). Zur Bedeutung des Salzgehaltes für die Entwicklungsgeschwindigkeit und die Eisterblichkeit liegen Angaben von Westernhagen (1970) für den Dorsch der westlichen Ostsee und von Nissling & Westin (1991a) für den Bereich der zentralen Ostsee vor. Den Einfluß des Sauerstoffgehaltes auf den Schlupferfolg von Eiern untersuchten Alderdice & Forrester (1971) am pazifischen Kabeljau und Davenport & Lönning (1980) sowie Serigstad (1987) führten Messungen des Sauerstoffverbrauchs an Eiern des arktisch-norwegischen Kabeljaus durch. Die Ergebnisse der oben genannten Arbeiten sind aber nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse in den Laichgebieten des Dorsches in der zentralen Ostsee zu übertragen. Quantitative Untersuchungen zum Einfluß von Sauerstoffmangel

auf die Entwicklung der Eier des Ostseedorsches wurden erstmals von Ohldag (1991) unternommen. Die zunächst nur auf einem einzelnen Temperaturniveau und noch ohne Replikate durchgeführten Experimente ergaben für Dorscheier aus dem Bornholmbecken einen früheren Schlupfzeitpunkt als bei den bisherigen Felduntersuchungen zur Eisterblichkeit zu Grunde gelegt, und bei niedrigen Sauerstoffgehalten wurde zudem ein vorzeitiger Schlupf der Larven beobachtet (Ohldag et al. 1991).

Die vorliegende Arbeit hat das Ziel, den Kenntnisstand zur Einschätzung der Bedeutung ungünstiger Sauerstoffverhältnisse für die Rekrutierung des Ostseedorsches zu erweitern. Hierzu war es vor allem erforderlich, die klein-skalige Vertikalverteilung der Eier unter dem Einfluß unterschiedlicher hydro-graphischer Situationen zu erfassen und die Eisterblichkeit zu verschiedenen Terminen in der Laichsaison und als Jahresmittel abzuschätzen. Als Grundlage für die Sterblichkeitsabschätzungen und zur Bewertung der Ergebnisse der Felduntersuchungen wurden Experimente zur Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier bei verschiedenen Temperaturen und Sauerstoffkonzentrationen in die Arbeit mit aufgenommen.

Die Arbeit wurde im Rahmen einer breiter angelegten Fallstudie zum Reproduktionserfolg des Dorsches in der zentralen Ostsee durchgeführt. Arbeitsschwerpunkte der 1987 in der Abteilung Fischereibiologie des Instituts für Meereskunde aufgenommenen Fallstudie sind neben den vorliegenden Untersuchungen zum Einfluß der Hydrographie auf die Vertikalverteilung und Sterblichkeit der Dorscheier Arbeiten zur Fruchtbarkeit adulter Individuen (Müller & Schulz 1988), zur Verteilung und Nahrungsökologie der Larven (Zuzarte unveröffentl.) sowie zum Wegfraß von Jugendstadien durch die potentiellen Bruträuber im Untersuchungsgebiet (Köster & Schnack im Druck, Köster im Druck). Zwischenergebnisse zur Vertikalverteilung der Eier und Larven von Dorsch und Sprott wurden auf Jahrestagungen des Internationalen Rates für Meeresforschung (ICES) vorgestellt (Wieland 1989a, 1989b, Wieland & Zuzarte 1991) und die Resultate der Experimente zur Entwicklung der Dorscheier bei verschiedenen Temperaturen und Sauerstoffgehalten sind vorab zur Veröffentlichung eingereicht worden (Wieland et al. im Druck).

2 Material und Methode

2.1 Experimente zur Entwicklung der Eier bei unterschiedlichen Temperaturen und Sauerstoffgehalten

2.1.1 Versuchsmaterial

Das Ausgangsmaterial für die Experimente konnte auf Forschungsfahrten mit FS "Alkor" (April und Juli 1991, Mai 1992) und FS "Poseidon" (Juli 1992) gewonnen werden. Laichreife Dorsche aus pelagischen, im zentralen Bereich des Bornholmbeckens durchgeführten Schleppnetzfängen wurden unmittelbar nach dem Fang abgestreift. Anschließend sind die Geschlechtsprodukte je eines Weibchens in der Regel mit denen mehrerer Männchen zur Befruchtung in 5 l Weithalsbehältern mit vorgekühltem Seewasser vorsichtig vermischt worden. Nach 45 bis 60 min Kontaktzeit wurden die Eier abgesiebt und in frisches Wasser überführt. Nachdem der Befruchtungserfolg mit dem Eintreten der ersten Zellteilung sichergestellt war, wurden die endgültigen Erbrütungsgefäße besetzt. Der Salzgehalt war dabei so eingestellt, daß die Eier im oberen Bereich der Gefäße frei schwebten. Sofern, je nach Temperatur zwischen 4 bis 8 Stunden nach der Befruchtung das 2-Zellenstadium noch nicht eingetreten war oder die Eier überwiegend unregelmäßige Zellteilungen aufwiesen, wurde der betreffende Versuchsansatz verworfen. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die verwendeten Versuchsansätze.

Auf den Fahrten mit FS "Alkor" wurden die Experimente im bordeigenen Kühl-labor angesetzt. An Bord von FS "Poseidon" bestand diese Möglichkeit nicht. Das Material mußte dort bis zum Besatz der Erbrütungsgefäße in Klimaschränken aufbewahrt werden. Die eigentliche Versuchsanlage war in ein Wasserbad eingetaucht, in dem die Temperatur über ein Kühlaggregat geregelt wurde. Nach Rückkehr von See wurden die Versuche in Klimaräumen im Zentrallabor des Instituts für Meereskunde Kiel fortgesetzt.

Tab. 1: Versuchansätze zur Erbrütung von Dorscheiern (* : für weitere Versuchsserien nicht genügend Material, + : ohne Kontrolle des Sauerstoffgehaltes).

Ansatz lfd. Nr.	Versuchs- zeitraum	Temp. (°C)	Salz- gehalt	Anzahl		Laichmaterial, Länge (cm)	
				O ₂ -Konz.	Parallelen	Weibchen	Männchen
1	April '91	2.0	13.0	4*	1	58	57
2	Juli '91	6.0	13.0	6	1	55	43, 48
		7.0	13.0	6	1		
3	Juli '91	6.0	13.0	6	1	46	37, 42, 46
		7.0	13.0	6	1		
4	Mai '92	5.7	13.5	5	2	68	40, 60
5	Mai '92	5.7	13.5	5	2	72	40, 43
6	Juli '92	3.0	13.0	+	1	91	38, 39, 45
		4.0	13.0	+	1		
		5.0	13.0	5, +	2		
7	Juli '92	3.0	13.0	+	1	33	49
		4.0	13.0	+	1		
		5.0	13.0	+	1		
8	Juli '92	4.0	13.0	+	1	32	31, 32, 33, 45
9	Juli '92	5.0	13.0	+	1	51	38, 41, 42, 47

2.1.2 Versuchsaufbau

Zur Erbrütung der Dorscheier wurden zwei unterschiedliche Versuchsanlagen verwendet. Beiden Anlagen gemeinsam ist das Prinzip der Herstellung verschiedener Sauerstoffgehalte über das Mischungsverhältnis von sauerstoffreichem und sauerstoffarmen Wasser. Unterschiede zwischen den beiden Anlagen, die in Abbildung 2 schematisch dargestellt sind, bestanden im wesentlichen hinsichtlich der Regulationsmechanismen und der Meßwertaufnahme.

1991 wurde eine modifizierte Version einer von Ohldag et al. (1991) beschriebenen Versuchsanordnung verwendet. Bei dieser Anlage (Abb. 2 links) handelte es sich um ein offenes Fließsystem, bei dem eine Isomatic-Schlauchpumpe das Wasser aus zwei 60 l Vorratsbehältern, von denen der eine kontinuierlich belüftet und der andere periodisch mit Stickstoff begast wurde, in die Erbrütungsgefäße pumpt. Der Sauerstoffgehalt des Wassers in den Vorratsbehältern wurde mit zwei WTW-Laborsonden im Durchfluß gemessen. Die Belüftung des ersten Vorratsbehälters war dabei so eingestellt, daß eine O₂-Übersättigung vermieden wurde. Der Sauerstoffgehalt in dem zweiten Vorrats-

behälter und die Umgebungstemperatur wurden mit einem 2-Kanal Schreiber aufgezeichnet. Der Zeitabstand der Stickstoffbegasung betrug maximal 10 Stunden. Zu diesen Zeitpunkten wurden die Vorratsbehälter mit vorbereitetem filtrierten Seewasser aufgefüllt. An die Schlauchpumpe waren insgesamt 12 Erbrütungsgefäße mit einem Volumen von je 2.8 l angeschlossen. Durch die Verwendung von Pumpenschläuchen mit unterschiedlichen Innendurchmessern und der damit verbundenen unterschiedlichen Förderleistung wurden 6 verschiedene Sauerstoffkonzentrationen eingestellt, wobei der Durchfluß bei den verschiedenen Schlauchkombinationen zwischen 200 und 400 ml/h betrug. Der resultierende Sauerstoffgehalt des Wassers wurde am Ausfluß der Erbrütungsgefäße mittels Winkler-Titrationen (Grasshoff 1983) bestimmt. Zur gleichzeitigen Durchführung von Experimenten bei zwei verschiedenen Temperaturen befanden sich 6 der 12 Erbrütungsgefäße in einem geheizten Wasserbad, dessen Temperatur über einen Thermostaten geregelt wurde.

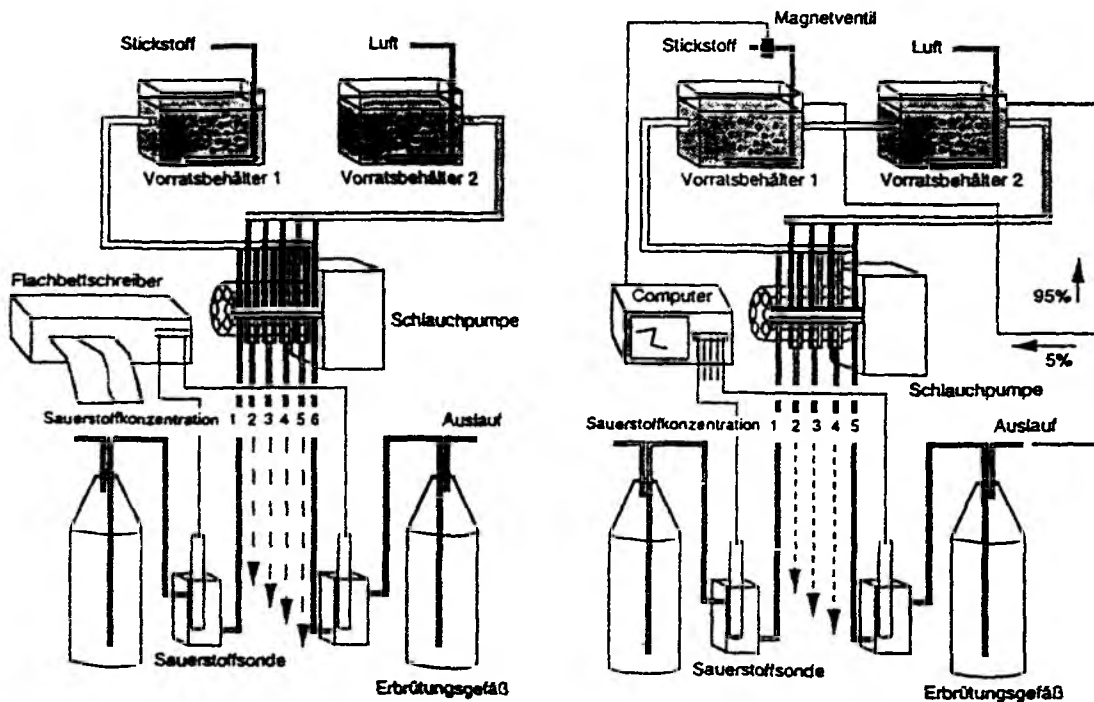


Abb. 2: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Erbrütung von Dorscheiern bei verschiedenen Temperaturen und Sauerstoffgehalten (links: 1991, rechts: 1992).

Im folgenden Jahr konnte ein verbessertes Konzept zur automatischen Kontrolle der Versuchsbedingungen realisiert werden. Zwei Isomatic-Schlauchpumpen waren jeweils an einen Vorratsbehälter mit sauerstoffreichem und einen Vorratsbehälter mit sauerstoffarmen Wassers angeschlossen. Durch die Kombination von Pumpenschläuchen mit unterschiedlichen Innendurchmessern wurden 5 verschiedene Sauerstoffkonzentrationen hergestellt (Abb. 2 rechts). Vor der Verteilung auf die Erbrütungsgefäße sind die resultierenden O₂-Gehalte mit WTW-Laborsonden gemessen und zusammen mit der Temperatur von einem Computer registriert worden. Die Stickstoffbegasung des sauerstoffarmen Vorratswassers erfolgte rechnergesteuert über ein Magnetventil anhand des Meßwertes der niedrigsten O₂-Stufe mit einer Toleranz von $\pm 2 \%$ des Sollwertes. Bei den Versuchsserien im Mai 1992 waren 20 Erbrütungsgefäße an die Schlauchpumpen angeschlossen, und im Juli 1992 waren es 10 Gefäße mit einem Volumen von je 3 l. Bei Einstellung unterschiedlicher Pumpengeschwindigkeiten betrug dabei der Durchfluß je nach Schlauchkombination zwischen 250 und 750 ml/h. Von den Erbrütungsgefäßen wurde das Wasser wieder in die Vorratsbehälter zurückgeführt. Ein Austausch des Wassers der Vorratsbehälter wurde alle zwei Tage vorgenommen. Tabelle 2 gibt eine Übersicht über den Grad der Variation in den Versuchsbedingungen, soweit wie sie mit den beiden Anlagen eingestellt und erfaßt werden konnten.

Ergänzend zu dem oben beschriebenen Versuchsaufbau wurden im Juli 1992 einige Experimente ohne Kontrolle des Sauerstoffgehaltes durchgeführt, die der Beschreibung des Einflusses der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier dienten. Bei diesen Experimenten, die in temperaturkonstanten Schränken an Bord von FS "Poseidon" und in Klimäräumen im Institut erfolgten, wurde beim Absaugen der abgestorbenen Eier vom Boden der Erbrütungsgefäße in 2-tägigem Abstand jeweils die Hälfte des Gefäßvolumens durch frisches Wasser ersetzt.

Tab. 2: Variabilität der Versuchsbedingungen bei der Erbrütung der Dorscheier (mw: Mittelwert, s: Standardabweichung, v: Variationskoeffizient).

1991		O ₂ -Gehalt (ml/l)						Temp. (°C)
		1	2	3	4	5	6	
April (2 °C):	mw	7.69		4.52		2.56	1.32	1.99
	s	0.43		0.37		0.32	0.22	0.18
	v	0.06		0.08		0.12	0.17	0.09
Juli (6 °C):	mw	7.36	4.72	3.64	2.72	2.30	1.06	5.98
	s	0.10	0.38	0.17	0.25	0.15	0.39	0.16
	v	0.01	0.08	0.05	0.09	0.06	0.37	0.03
Juli (7 °C):	mw	7.26	4.66	3.58	2.63	1.93	0.96	6.99
	s	0.23	0.10	0.15	0.28	0.26	0.31	0.17
	v	0.03	0.02	0.04	0.11	0.13	0.32	0.02
1992		1	2	3	4	5		
Mai (5.7 °C):	mw	7.95	6.36	5.06	3.55	2.00		5.71
	s	0.19	0.28	0.44	0.45	0.47		0.41
	v	0.02	0.04	0.09	0.13	0.24		0.07
Juli (5 °C):	mw	8.30	6.50	5.06	3.60	2.08		4.98
	s	0.08	0.33	0.28	0.36	0.23		0.10
	v	0.01	0.05	0.06	0.10	0.11		0.02

2.1.3 Beschreibung der Entwicklungsgeschwindigkeit

Die Beschreibung der Eientwicklung erfolgte entsprechend der zeitlichen Abfolge morphologischer Entwicklungsstufen wie sie Westernhagen (1970) für den Dorsch der westlichen Ostsee beschreibt, und Thompson & Riley (1981) für den Nordseekabeljau in einer 6-stufigen Stadieneinteilung zusammenfassen:

Stadium IA: Befruchtung bis zur Ausbildung einer linsenförmigen Keimscheibe

IB: Keimscheibe ausgebreitet und mit Keimwall am Rand

II : Erscheinen des Neuralwulstes, Kopfregion und Augenblasen abgesetzt, bis zum Schluß des Blastoporus

III: Embryo umspannt den Dotter um mehr als 180°, Schwanzende vom Dottersack abgesetzt, Auftreten eines caudalen Flossensaums und der Pectoralanlagen, Herz angelegt

IV: Dotterumwachsung mehr als 270°, Flossensaum entlang des ge-

samten Rumpfes verbreitert, zunehmende Pigmentierung im Schwanzbereich, regelmäßiger Herzschlag

V: Wachstum des Schwanzes am Kopf vorbei, Konzentrierung der Pigmente im Schwanzbereich in Bändern.

Beim Dorsch der westlichen Ostsee schlüpfen die Larven bevor das Wachstum des Schwanzes den Kopf erreicht, und die Konzentrierung der Rumpfpigmente erfolgt erst im Verlauf der larvalen Weiterentwicklung (Westernhagen 1970).

Für die Kontrolle der Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier wurden aus den Erbrütungsgefäßen in der Regel einmal täglich Proben von 10 bis 20 Eiern entnommen. Im Bereich der Stadiengrenzen, wie sie im Verlauf der Entwicklung absehbar waren, wurde das Beobachtungsintervall auf maximal 8 Stunden verkürzt. Das Ende der Eiphasse wurde, wie allgemein üblich, als der Zeitpunkt definiert, an dem 50 % der Larven geschlüpft waren. Die Entnahme von frisch geschlüpften Larven erfolgte alle 12 Stunden.

Abgestorbene Eier wurden in 2-tägigem Abstand vorsichtig vom Boden der Versuchgefäße abpipettiert und bei den Versuchsansätzen 5 und 6 für eine spätere Auszählung konserviert.

Zur Untersuchung eines möglichen Einflusses der Sauerstoffkonzentration auf die Entwicklungsdauer der einzelnen Eistadien erfolgte eine Umrechnung der bei verschiedenen Temperaturen erhaltenen Ergebnisse für eine Umgebungstemperatur von 5 °C:

$$d_{5^{\circ}\text{C}} = d_T * D_{5^{\circ}\text{C}} / D_T$$

$d_{5^{\circ}\text{C}}$: auf eine Temperatur von 5 °C bezogene Entwicklungsdauer

d_T : im jeweiligen Experiment beobachtete Entwicklungsdauer

T : Versuchstemperatur (°C)

$D_{5^{\circ}\text{C}}, D_T$: Entwicklungsdauer bei 5 °C bzw. bei der aktuellen Inkubationstemperatur nach Funktionsanpassung zur Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperatur bei O₂-Sättigung.

2.1.4 Bestimmung des Entwicklungserfolges

Die Anzahl der zu Versuchsbeginn in die einzelnen Erbrütungsgefäße eingesetzten Eier wurde als Summe aus der Anzahl geschlüpfter Larven und der insgesamt entfernten toten und lebenden Eier rückberechnet. Lebende Eier wurden zur Kontrolle des Entwicklungsverlaufes entnommen, und zwar in kürzeren Intervallen als die abgestorbenen Eier. Aufgrund dieser zusätzlichen Beprobung mußte die tatsächliche Abnahme der Anzahl der Eier in den Erbrütungsgefäßen für die Sterblichkeitsberechnungen korrigiert werden. Die während des Versuchsablaufs jeweils noch vorhandenen Anzahlen an lebenden Eiern war nur für die Zeitpunkte genau bekannt, an denen die abgestorbenen Eier entfernt wurden. Unter der Annahme einer konstanten Eisterblichkeit zwischen diesen Terminen erfolgte die Berechnung der Sterblichkeit iterativ nach Ohldag et al. (1991):

$$N_i = N_{i+1} * e^{(Z_i * dt_{i,i+1})} + \sum_j N_j * e^{(Z_i * dt_{i,j})}$$

i, j : Zeitindices

N_i, N_{i+1} : Anzahl lebender Eier zu Beginn und am Ende des Intervalls i

N_j : Anzahl der zum Zeitpunkt j innerhalb des Intervalls i lebend entnommenen Eier

$dt_{i,i+1}$: Zeitintervall zwischen dem Entfernen toter Eier

$dt_{i,j}$: Differenz zwischen dem Beginn des Intervalls i und dem Zeitpunkt der Entnahme lebender Eier innerhalb dieses Intervalls

Z_i : exponentieller Koeffizient der Sterblichkeit im Intervall i .

Die Iterationen wurden mit einem Sterblichkeitswert begonnen, der die lebend entnommenen Eier noch nicht berücksichtigt, und beendet, sobald bei der jeweiligen Neuberechnung des Sterblichkeitskoeffizienten in der 4. Nachkommastelle keine Änderung mehr auftrat. Die resultierenden Z_i -Werte innerhalb der einzelnen Eistadien wurden als gewogene Mittelwerte entsprechend ihrem Zeitanteil an der Dauer des jeweiligen Stadiums zusammengefaßt. Damit

sind letztlich mittlere Sterblichkeitsraten in % pro Tag für die einzelnen Entwicklungsstadien und Sterblichkeiten für die gesamte Eiphasen nach Gulland (1983) berechnet worden:

$$S_i = (1 - e^{-Z_i}) * 100$$

$$S_{ges} = (1 - e^{-\sum_i Z_i * D_i}) * 100$$

i: Stadienindex

S: Sterblichkeitsrate (% pro Tag)

S_{ges}: Gesamtsterblichkeit (%)

D: Entwicklungsdauer (Tage).

2.2 Feldstudien zum Einfluß der Hydrographie auf die Verteilung und Sterblichkeit der Eier

2.2.1 Probennahme

Das Material für die Felduntersuchungen der vorliegenden Arbeit wurde auf Fahrten mit Forschungsschiffen des Instituts für Meereskunde Kiel und des Dänischen Instituts für Fischerei- und Meeresforschung gewonnen. Die Termine der Forschungsfahrten und die beprobten Plankton- und Hydrographiestationen sind in Tabelle A1 (im Anhang) zusammengestellt.

Für flächendeckende Abschätzungen der Abundanz von Dorscheiern wurde ein Bongo mit einem Rahmendurchmesser von 60 cm und Maschenweiten von 0.3 und 0.5 mm eingesetzt, wobei für die vorliegende Arbeit in der Regel nur die Proben des 0.5 mm Netzes bearbeitet wurden. In den Zentren der Netzöffnungen waren geeichte Flowmeter (General Oceanics Inc.) angebracht. Die Tiefenbestimmung erfolgte, abgesehen von den Fahrten mit FS "Dana" in den Jahren 1987 und 1989 bis 1992, auf denen akustische Sonden verwendet wurden, mit einer 100 m - Drucksonde (Fa. Hydrobios). Mit dem Bongo wurden doppelte Schräghols bis zu einer maximalen Fangtiefe von 2 bis 3 m über Grund bei einer Schleppgeschwindigkeit von 3 kn durchgeführt. Die Bongo-Aufnahmen und begleitende hydrographische Messungen erfolgten auf einem regelmäßigen Stationsnetz. 1987 und in den Jahren 1988 bis 1990

wurden standardmäßig 28 bzw. 30 Stationen, die sich im wesentlichen auf das von der 70 m -Tiefenlinie eingeschlossene Gebiet konzentrierten, beprobt. Um die Randbereiche des Bornholmbeckens genauer zu erfassen, wurde ab 1991 das Stationsnetz auf 36 Stationen erweitert (Abb. 3). Abweichungen von diesem Stationsnetz waren aus organisatorischen und technischen Gründen, wie z. B. nicht rechtzeitig vorliegender Genehmigungsbescheide und Verzögerungen im Fahrtverlauf aufgrund ungünstiger Wetterverhältnisse, zum Teil unvermeidbar. Die Anzahl und die Zuordnung zu den Stationen der im Verlauf der einzelnen Planktonaufnahmen durchgeführten Bongo-Fänge sind im Detail der Tabelle A1 (im Anhang) zu entnehmen.

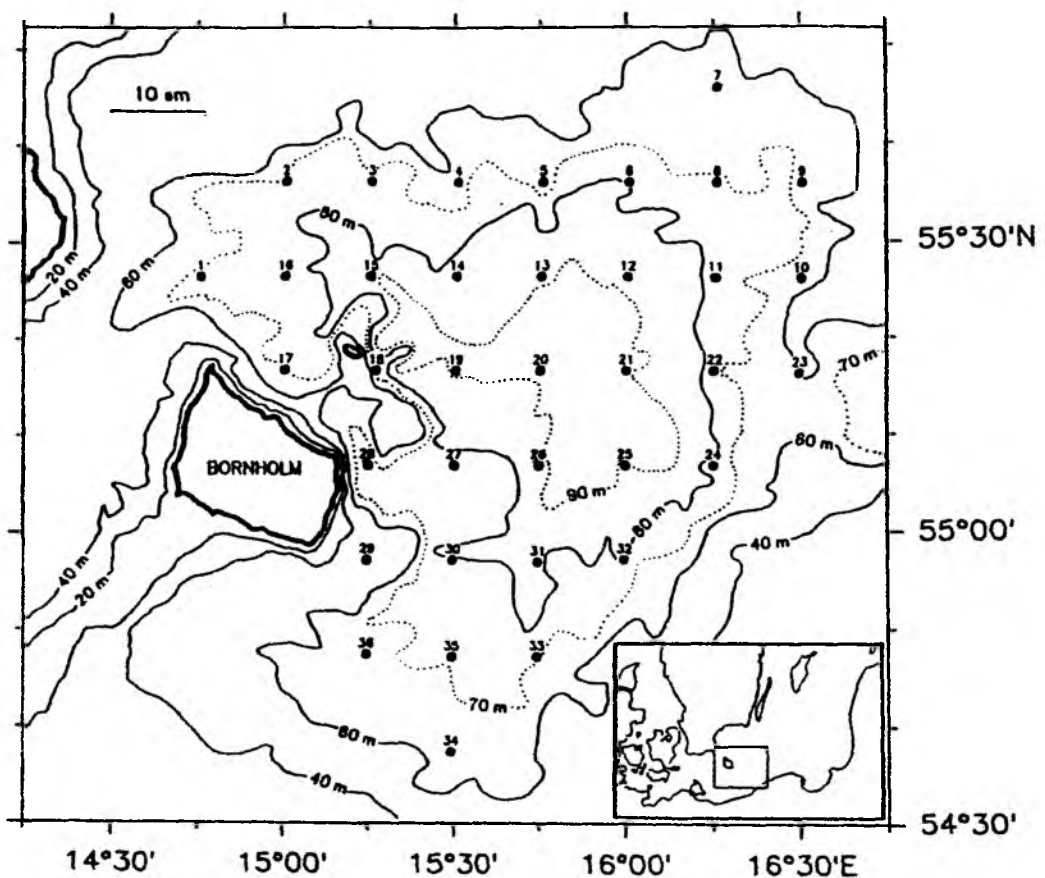


Abb. 3: Hydrographie- und Fischbrutstationen im Bornholmbecken.

Zur Aufnahme hydrographischer Vertikalprofile (Temperatur, Salzgehalt, Dichte und Sauerstoffkonzentration) wurde in den Jahren 1987 und 1988 eine

Neil Brown CTD zusammen mit einer Yellow Springs O₂-Sonde verwendet. Ab 1989 wurde ausschließlich eine ME OTS 1500 Sonde (Fa. Meerestechnik-Elektronik) eingesetzt. Die verschiedenen Sonden wurden regelmäßig kalibriert, wobei die O₂-Sensoren mittels chemischer O₂-Bestimmungen (Winkler-Titration; Grasshoff 1983) von Wasserproben aus Schöpfer-Serien überprüft und gegebenenfalls korrigiert wurden. Während die CTD-Daten als kontinuierliche Fierprofile aufgenommen wurden, erfolgten die O₂-Messungen wegen der höheren Zeitkonstanten der Sensoren auf festen Tiefenstufen beim Hieven in 5 m Abständen vom Boden bis zur Sprungschicht und danach in 10 m Abständen bis zur Oberfläche. Aus Zeitgründen wurden die O₂-Messungen nicht an allen Standardstationen durchgeführt (Tab. A1, im Anhang), sondern waren, insbesondere in den Jahren 1987 und 1988, auf einen Nord-/Süd- und einen Ost-/West-Schnitt beschränkt.

Zur Vertikalverteilung von Dorscheiern in Relation zu den hydrographischen Bedingungen erfolgte eine Probennahme zu verschiedenen Terminen im zentralen Bereich des Bornholmbeckens (Abb. 4). An diesen Stationen wurden, neben der Aufnahme hydrographischer Profile (CTD und O₂), Mehrfachschließnetze als Fanggeräte verwendet.

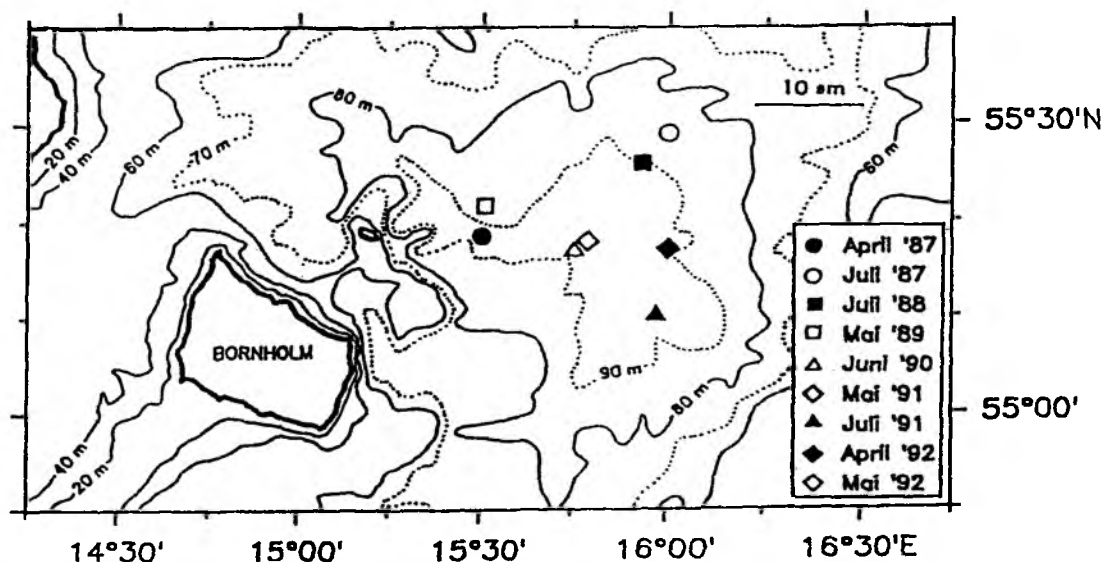


Abb. 4: Stationen zur Untersuchung der Vertikalverteilung der Dorscheier.

In den Jahren 1987 und 1988 ist der "Messhai" (Pommeranz et al. 1979; Fa. Hydrobios) eingesetzt worden. Dieses Gerät hat 6 Netze und die Fläche der Eintrittsöffnung beträgt 0.0625 m^2 . 1989 wurden mit dem "MOCNESS" (Wiebe et al. 1976; B.E.S.S. Inc.) und ab 1990 mit dem "BIOMOC" (Elektronik: B.E.S.S. Inc., Rahmen und Netzwechselmechanismus: Fa. Dainat), eines ausgehend von dem "MOCNESS" in Anlehnung an das "BIONESS" (Sameoto et al. 1980) entwickelten Fanggerätes, Systeme mit 9 Netzen und einer Öffnungsfläche von 1 m^2 verwendet. Alle drei Geräte, die in Abbildung 5 schematisch dargestellt sind, waren mit Netzen mit einer Maschenweite von 0.3 mm ausgerüstet. Mit den Mehrfachschlieβnetzen wurde bei einer Schleppgeschwindigkeit von 3 kn feste Tiefenstufen wiederholt beprobt, wobei die Schleppdauer auf jeder Fangtiefe im allgemeinen 7.5 min für den "Messhai", sowie zwischen 3 und 4 min für das "MOCNESS" und das "BIOMOC" betrug. Zur Abdeckung der gesamten Wassersäule in Tiefenstufen von in der Regel 5 m wurden drei ("Messhai") bzw. zwei ("MOCNESS", "BIOMOC") unmittelbar aufeinanderfolgende Hols durchgeföhrt und jeweils zu einer Probenserie kombiniert. Tabelle A2 (im Anhang) enthält die einzelnen Fangtiefen und die Anzahl der pro Tiefenhorizont genommenen Parallelproben. Der Bereich oberhalb der Sprungschicht, der für die Vertikalverteilung der Dorscheier ohne Bedeutung ist, wurde miteinbezogen, da die Probennahme auch für andere als in der vorliegenden Arbeit bearbeitete Fragestellungen geeignet sein sollte (s. Kap. 1).

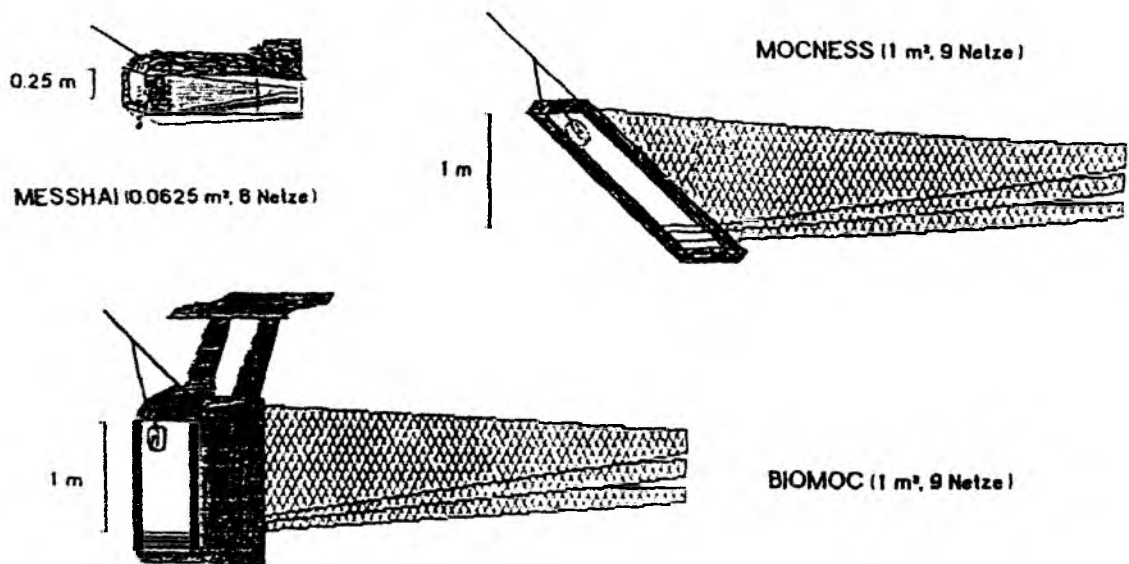


Abb. 5: Größenvergleich der eingesetzten Mehrfachschlieβnetze.

2.2.2 Probenbearbeitung

Die Planktonproben wurden unmittelbar nach dem Fang in einer mit Borax gepufferten 4 %-tigen Formaldehyd/Seewasserlösung (Oberflächenwasser mit einem Salzgehalt von maximal 7.5 PSU) konserviert. Vor der weiteren Bearbeitung wurden die Proben später im Labor in eine formaldehydfreie Konservierungslösung aus 0.5 % Propylenphenoxetol, 5.0 % 1,2 Propandiol und 94.5 % Süßwasser (Steedman 1976) überführt.

Die Dorscheier wurden unter einem Binokular mit Okularmikrometer getrennt nach Entwicklungsstadien gezählt. Die Identifizierung der Dorscheier erfolgte an Hand morphologischer Kriterien und auf der Basis des Eidurchmessers nach Angaben von Ehrenbaum & Strodtnann (1904), Heinen (1912), Mielck & Künne (1935), Kändler (1944) und Müller & Bagge (1984). Bei der Stadienbestimmung wurde wie bei den experimentellen Untersuchungen die 6-stufige Einteilung nach Westernhagen (1970) und Thompson & Riley (1981) verwendet (s. Kap. 2.1.3). Zur Bestimmung als Folge mechanischer Belastungen beim Fang geschädigter Eier ist die Dokumentation von Rollefson (1930, 1932) für verschiedene Entwicklungsstadien der Eier des arкто-norwegischen Kabeljaus herangezogen worden.

Die artmäßige Zuordnung der bereits vor dem Fang abgestorbenen Dorsch- und Sprotteier, die in Planktonproben aus der zentralen Ostsee regelmäßig vertreten sind (Bulgakova & Grauman 1990, Heinen 1912, Kändler 1944, Wieland 1987, Müller 1988), erfolgte an Hand des Eidurchmessers. Bedingt durch die mit dem Absterben beginnende Zersetzung waren die morphologischen Merkmale zur Artunterscheidung nur in wenigen Fällen eindeutig erkennbar, und der zu dem durch den Fang mit geschleppten Netzen beeinträchtigte, schlechte Erhaltungszustand dieser Eier erlaubte keine sichere Zuordnung zu den Entwicklungsstadien der 6-stufigen Einteilung.

2.2.3 Berechnung der Eisterblichkeit

Die Bestimmung der Eisterblichkeit erfolgte nach zwei verschiedenen Verfahren, zum einen basierend auf den kumulativen Häufigkeiten der einzelnen Entwicklungsstadien eines Jahres und zum anderen aus der Abnahme der Häufigkeit korrespondierender Stadienpaare zwischen zwei aufeinanderfolgenden Terminen in der Laichsaison. Aus der Stadieneinteilung nach morphologischen Kriterien ergeben sich unterschiedliche Anteile der einzelnen

Stadien an der Gesamtentwicklung. Um diesem Umstand gerecht zu werden, wurde in beiden Ansätzen die Tagesproduktion als Maß für die Häufigkeit der Eier verwendet (Harding & Talbot 1973). Unter der Tagesproduktion eines Stadiums ist der bis zu diesem Entwicklungsabschnitt überlebende Anteil der ursprünglich abgelaichten Eier als Quotient aus der Abundanz und der Stadiendauer zu verstehen. Die Bestimmung der Stadiendauer erfolgte auf der Grundlage der experimentell ermittelten Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier von der Temperatur (s. Kap. 3.1.1).

Da nicht in jedem Fall für alle Stationen einer Planktonaufnahme auch Hydrographieprofile vorlagen, wurde die Tagesproduktion der einzelnen Stadien mit einer mittleren für die Entwicklung relevanten Umgebungstemperatur berechnet. Die Häufigkeit der Stadien wurde dabei vorher an Hand des filtrierten Wasservolumens und der maximalen Fangtiefe standardisiert (Smith & Richardson 1977) und auf das Untersuchungsgebiet hochgerechnet.

2.2.3.1 Abschätzung der Abundanz an Eiern im Gesamtgebiet

Zwischen den verschiedenen Planktonaufnahmen bestanden z. T. erhebliche Unterschiede hinsichtlich der Zahl und Verteilung der beprobten Stationen (s. Kap. 2.2.1). Das arithmetrische Mittel liefert daher keine vergleichbaren Abschätzungen der Abundanz. Die absolute Häufigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien wurde deshalb mittels numerischer Integration nach der speziellen Simpsonschen Regel (Willers 1971, Bronstein & Semendjajew 1973) für den von der 60 m - Tiefenlinie eingeschlossenen Bereich des Bornholmbeckens bestimmt. Die Berechnungen erfolgten mit dem Isolinien- und 3D-Programm "Surfer" (Golden Software Inc.). Abbildung 6 zeigt dafür exemplarisch zwei Beispiele. Im oberen Teil der Abbildung 6 ist die Horizontalverteilung als Isolinien-Darstellung und die Abundanz des Stadiums IA an den einzelnen Stationen für die Aufnahmen vom 31.5.-1.6.87 (20 Stationen) und vom 6.-8.7.91 (36 Stationen) wiedergegeben. Der untere Teil der Abbildung 6 enthält die entsprechenden 3D-Darstellungen für beide Termine, wobei die Gesamtzahl an Eiern dem von der Verteilung der Eier bestimmten Oberfläche und der Nullebene gegebenem Volumen entspricht. Voraussetzung für die Hochrechnung der Abundanzen ist ein flächentreues Bezugssystem. Dazu wurden die Position der Stationen und die Koordinaten der 60 m - Tiefenlinie aus der Seekarte (DHI Nr. 61D) in Entfernungen in Seemeilen relativ zu einem Nullpunkt (54°30'N, 14°30'E) überführt. Die Eck-

punkte der 60 m - Tiefenlinie dienen dabei als Begrenzung des bei der Integration zu berücksichtigten Gebietes. Letzteres beruht auf der Beobachtung, daß Dorscheier im Bornholmbecken ausschließlich in Bereichen mit einer Wassertiefe von mehr als 60 m auftreten (Müller & Pommeranz 1984).

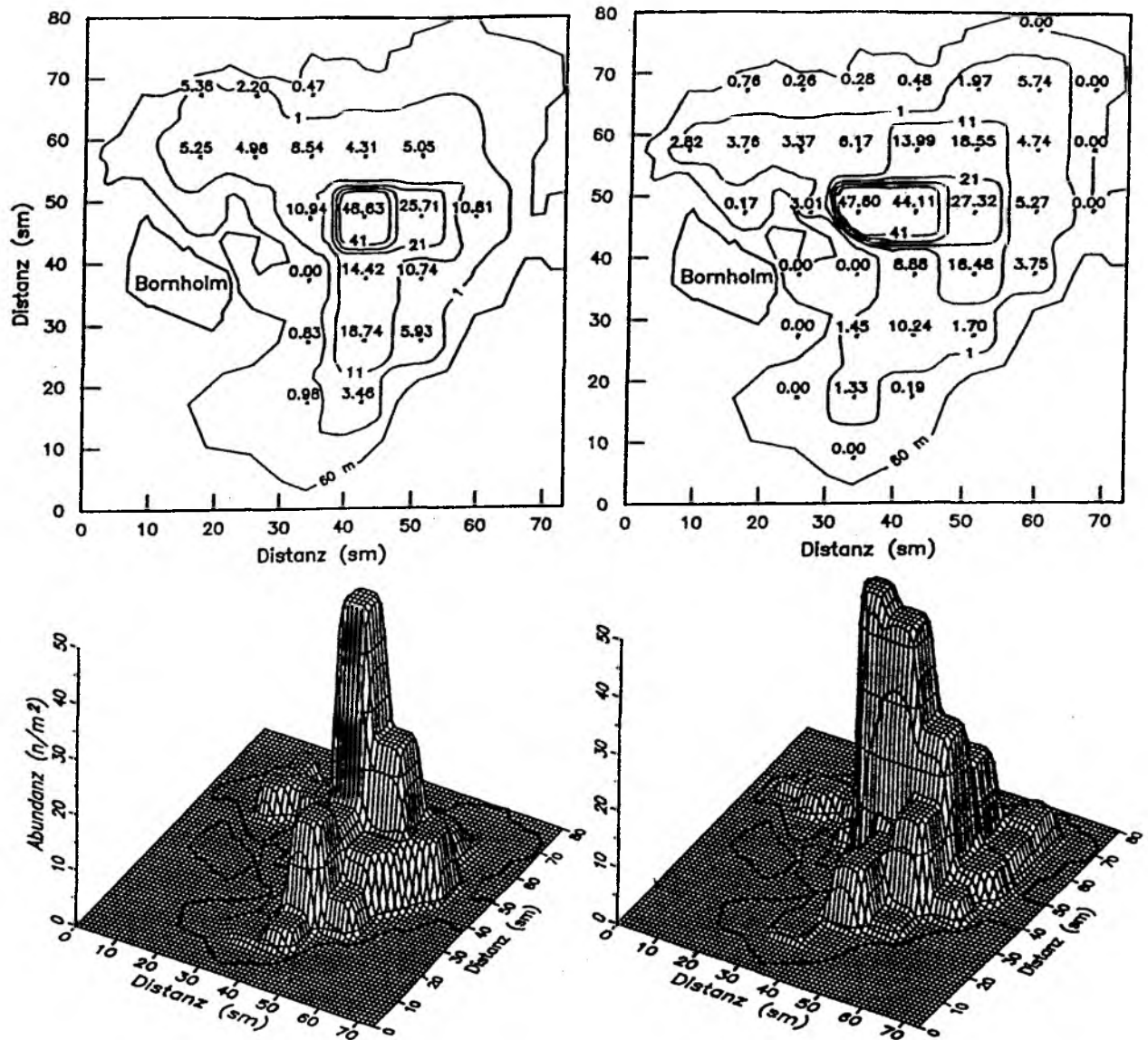


Abb. 6: Beispiele zur Horizontalverteilung der Dorscheier (Stadium IA) für zwei verschiedene Probennahmeterminen (links: 31.5.-1.6.87, rechts: 6.-8.7.91).

Zur Berechnung der Lage der Isolinien wurde der Interpolationsabstand mit $1/8$ der Entfernung zwischen den Stationen, d.h. 1.0625 sm in Ost/West- und

1.25 sm in Süd/Nord-Richtung, vorgegeben. Bei einer Ausdehnung des Bezugssystems von 73.3125 sm in x- und 80 sm in y-Richtung resultierte daraus ein Gitter aus 70 * 65 Elementen, bei dem die Stationen in Ost/West- und in Süd/Nord-Richtung weitestgehend auf den Knotenpunkten lagen. Die zwischen den ursprünglichen Werten liegenden Elemente sind ihrem Abstand entsprechend interpoliert worden, wobei die Distanz mit dem Faktor 8 gewichtet wurde. Zur gleichmäßigen Interpolation in alle Richtungen war die Umgebung der zu interpolierenden Elemente in Oktanten aufgeteilt, aus denen jeweils der nächstliegende Wert berücksichtigt wurde.

Für die beiden in Abbildung 6 dargestellten Beispiele liegt die mittlere Abweichung der berechneten Werte von den an den einzelnen Stationen beobachteten Abundanzen unter 0.02 Eier pro m². Die Beispiele zeigen, daß mit den gewählten Programmeinstellungen auch hohe horizontale Gradienten sehr genau wiedergegeben werden können, und damit eine repräsentative Abschätzung der Häufigkeit der Eier im Untersuchungsgebiet möglich ist.

2.2.3.2 Bestimmung der für die Eientwicklung relevanten Umgebungstemperatur

Im Bornholmbecken weisen die Temperatur und die Konzentration an Dorsch-eiern erhebliche vertikale Gradienten auf (s. Kap. 3.3.2). Zur Bestimmung der für die Eientwicklung maßgeblichen mittleren Umgebungstemperatur ist es daher erforderlich, die Vertikalverteilung der Eier einzubeziehen. Eine vertikal-auflösende Probennahme mit Mehrfachschließnetzen ist jedoch sehr aufwendig und kann nur in begrenztem Maße realisiert werden. Um dennoch für alle Termine die relevanten Entwicklungstemperaturen bestimmen zu können, wurde auf der Basis des vorhandenen Materials zunächst eine modellhafte Beschreibung der Vertikalverteilung der Eier in Relation zu den hydrographischen Bedingungen vorgenommen. Die in den einzelnen Tiefenhorizonten einer Probenserie beobachteten Eikonzentrationen wurden hierzu in relative Häufigkeiten umgerechnet und die einzelnen Profile der jeweiligen Probennahmetermine gemittelt.

Da zwischen den Jahren Unterschiede im generellen Salzgehaltsniveau auftraten und die Schwebfähigkeit der Eier nach Hohendorf (1968) vom Salzgehalt der Umgebung während der Reifung im Ovar und beim Abbläuen beeinflusst wird, sind die einzelnen beobachteten Salzgehaltsprofile in ihrer Wirkung auf die Vertikalverteilung der Eier nicht unmittelbar vergleichbar. Aus

diesem Grund wurde eine Standardisierung auf ein mittleres Salzgehaltsniveau vorgenommen. Der Bodensalzgehalt im Zentrum des Bornholmbeckens (Station 20: 55°17.5'N, 15°45.0'E) diente dabei als Maß für dieses mittlere Niveau und die Einzelwerte jeder Tiefenstufe wurden wie folgt standardisiert:

$$S'_i = S_i * \bar{S}_{\text{Boden}} / S_{\text{Boden}}$$

S'_i : standardisierter Salzgehalt im Tiefenhorizont i

S_i : beobachteter Salzgehalt im Tiefenhorizont i

\bar{S}_{Boden} : Mittelwert der Bodensalzgehalte im Zentrum des Bornholmbeckens über die verschiedenen Termine der Probennahme zur Vertikalverteilung der Eier

S_{Boden} : Bodensalzgehalt im Zentrum des Bornholmbeckens zu dem Termin der jeweiligen Probenserie.

Der Einfluß von Temperatur, standardisiertem Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration auf die Vertikalverteilung der Eier wurde mittels multipler Regressionsanalyse untersucht. Hierfür sind die mittleren relativen Häufigkeiten der Eier in einem Tiefenhorizont einer Quadratwurzel-Transformation unterzogen worden. Die Verteilung dieser Werte zeigte keine signifikante Abweichung von einer Normalverteilung (Kolmogoroff-Smirnoff-Test, $\alpha = 0.05$, $n = 61$). Dies konnte mit einer arc sin - Transformation, die sich für Prozentwerte häufig anbietet (Sachs 1974, Sokal & Rohlf 1981), nicht erreicht werden.

An Hand des vorhandenen Datensatzes von 9 Vertikalprofilen mit insgesamt 61 Beobachtungen aus dem Bereich der Vertikalverteilung der Dorscheier ($S \geq 9.6$ PSU) wurden verschiedene multiple Polynome bis zur 2. Ordnung (m) mit dem relativen Anteil an Eiern als Zielgröße (y) und der Temperatur (x_1), dem standardisierten Salzgehalt (x_2) und der Sauerstoffkonzentration (x_3) als Einflußgrößen der folgenden Form getestet:

$$\sqrt{y} = \sum_{i=0}^m \sum_{j=0}^m \sum_{k=0}^m \beta_{ijk} * x_1^i * x_2^j * x_3^k$$

mit $i + j + k \leq 2$ (Freund & Minton 1979).

Die multiplen Regressionsanalysen begannen jeweils mit dem vollständigen Polynom. Anschließend wurden die auf dem 10 % Niveau nicht signifikanten

Terme schrittweise eliminiert. Die Beurteilung der erzielten Vorhersagegenauigkeit erfolgte an Hand des an die Anzahl der berücksichtigten Terme angepaßten multiplen Korrelationskoeffizienten (Sokal & Rohlf 1981).

Unter Verwendung des mit dem Modell geschätzten relativen Anteils an Eiern bei einer gegebenen Kombination aus Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration wurde die Entwicklungstemperatur der Eier für die einzelnen Stationen einer Planktonaufnahme folgendermaßen berechnet:

$$T_{\text{Eier}} = \sum (T_i * rA_i) / \sum rA_i$$

T_{Eier} : Entwicklungstemperatur der Eier

T_i : Temperatur in der Tiefe i

rA_i : relativer Anteil an Eiern in der Tiefe i als $f(T, S', O_2)$.

Die Entwicklungstemperaturen der einzelnen Stationen wurden zu mittleren Werten für die betreffende Planktonaufnahme zusammengefaßt, wobei die einzelnen Stationswerte an der jeweiligen Abundanz der Eier gewichtet in die Berechnung eingingen. Damit sollte ein unverhältnismäßig hoher Einfluß von Stationen aus den Randbereichen des Bornholmbeckens vermieden werden, wie er für die Termine zu erwarten war, zu denen die hydrographischen Messungen ausschließlich für Zonal- bzw. Meridionalschnitte vorlagen, und somit dem Hauptverbreitungsgebiet der Eier nicht unbedingt entsprachen.

2.2.3.3 Berechnung von Sterblichkeitskoeffizienten

Als Grundlage für Sterblichkeitsabschätzungen, die die mittleren Verhältnisse in den verschiedenen Jahren charakterisieren sollten, wurde aus der Tagesproduktion zu den verschiedenen Probenahmeterminen eines Jahres die Saisonproduktion der Eistadien bestimmt.

Nach einem von Daan (1979, 1981) für den Nordseekabeljau entwickelten Modell entspricht der Jahresverlauf der Tagesproduktion an Eiern eines Entwicklungsstadiums einer Normalverteilung und die Logarithmen der Abundanzen folgen einer Parabel:

$$\ln N_t = \ln \frac{N}{\sigma * \sqrt{2 * \pi}} - \frac{(t - \mu)^2}{2 * \sigma^2} = a_0 + a_1 * t + a_2 * t^2$$

t: Zeit
 μ : Mittelwert
 σ^2 : Varianz
 N_t : Abundanz zur Zeit t
N: kummulative Anzahl.

In der vorliegenden Arbeit erfolgten die Anpassung der Parabel an die ln - transformierten Tagesproduktionen. Als Zeiteinheit wurden Tage verwendet. Die einzelnen Tage eines Jahres erhielten, beginnend mit dem 1. Januar, eine fortlaufende Nummer (Julianischer Kalender). Für die Jahre 1987 bis 1989 erwies sich zum Ausgleich linkssteiler Verteilungen eine ln - Transformation der Zeitachse als notwendig.

Mit dem Modell von Daan (1981) kann die Saisonproduktion an Eiern auch dann geschätzt werden, wenn nur wenige Beobachtungstermine vorliegen ($n \geq 3$) und diese relativ weit verteilt über die Laichzeit vorliegen. Da das Auftreten von Dorscheiern im Bornholmbecken aber auf die Monate Februar bis Oktober begrenzt ist (Lebedek 1978, Kändler 1944), wurde die Saisonproduktion an Eiern nicht als kummulative Häufigkeit aus den Parametern der Normalverteilung, sondern als Integral über den Zeitraum 1. Februar bis 31. Oktober bestimmt. Damit lassen sich aus dem Modell resultierende Artefakte für den außerhalb der Laichzeit liegenden Zeitraum minimieren (Daan 1979).

Weil das Modell nach Daan (1981) nicht für alle der zur Verfügung stehenden Probenserien befriedigende Resultate lieferte, wurden zum Vergleich Werte für die Eiproduktion mittels trapezoidaler Integration über den Beobachtungszeitraum selbst bestimmt.

Aus getrennt berechneten Produktionswerten für aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien wurden exponentielle Sterblichkeitskoeffizienten (Gulland 1983) berechnet:

$$Z_i = - \frac{1}{A_{i+1} - A_i} * \ln \frac{P_{i+1}}{P_i}$$

i: Stadienindex
Z: exponentieller Koeffizient der Sterblichkeit (pro Tag)

- A: Stadienalter (Tage) entsprechend dem an der Abundanz der Eier gewichteten Saisonmittel der Umgebungstemperatur
 P: Saisonproduktion (Anzahl).

Für die verschiedenen Untersuchungsjahre sind über alle Entwicklungsstadien gemittelte Sterblichkeiten aus den vollständigen Überlebenskurven bestimmt worden. Hierzu wurden die logarithmierten Werte der Saisonproduktion für die einzelnen Eistadien über dem Alter, d. h. der Stadienmitte, aufgetragen und eine Regressionsgerade berechnet. Der exponentielle Sterblichkeitskoeffizient entspricht dabei dem negativen Wert der Steigung dieser Regressionsgraden (Riley 1974).

Zur Abschätzung der Eisterblichkeit zu einzelnen Terminen innerhalb der Laichsaison wurden die im Verlauf einiger Forschungsfahrten (April und Juli 1987, Mai 1988, Juli und August 1991 sowie Juli 1992) im Abstand von wenigen Tagen wiederholt erfaßten Abundanzen der Eier herangezogen. Bei diesem Ansatz ergibt sich die Sterblichkeit aus der Differenz der Werte für die Tagesproduktion eines Stadiums zum Zeitpunkt der ersten Probennahme und eines entsprechend weiterentwickelten Stadiums zum Zeitpunkt der zweiten Probennahme. Die korrespondierenden Stadien wurden dabei so ausgewählt, daß die Abweichung zwischen dem Zeitabstand der beiden Aufnahmen und der mittleren Altersdifferenz der betreffenden Stadien weniger als 1.5 Tage betrug und damit unter der kürzesten Dauer der beteiligten Stadien lag. Die entsprechenden Sterblichkeitskoeffizienten ergeben sich dann aus:

$$P_{n,i+1} = P_{m,i} * e^{-Z * (t_{i+1} - t_i)}$$

m,n: Indices der korrespondierenden Entwicklungsstadien

i: Index der Planktonaufnahmen

P: Tagesproduktion (Anzahl pro Tag)

Z: exponentieller Koeffizient der Sterblichkeit (pro Tag)

$t_{j+1} - t_j$: Zeitabstand zwischen den Probennahmeterminen (Tage).

Ausgehend von den einzelnen exponentiellen Sterblichkeitskoeffizienten erfolgte die Berechnung von prozentualen Sterblichkeitsraten wie bei den experimentellen Untersuchungen zum Entwicklungserfolg der Eier (s. Kap. 2.1.4).

3 Ergebnisse

3.1 Experimente zur Eientwicklung

3.1.1 Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier bei unterschiedlichen Temperaturen und Sauerstoffgehalten

In den einzelnen Versuchsserien konnten die Eistadien IA bis IV entsprechend der Klassifizierung nach v. Westernhagen (1970) leicht identifiziert werden. In allen Fällen schlüpften die Larven bevor das Schwanzende durch Wachstum des Embryos um dem Dotter herum den Kopf erreicht hatte. Die Konzentrierung der Rumpfpigmente in die drei für den Dorsch charakteristischen Bänder trat erst nach dem Schlupf deutlich hervor.

Die Dauer von der Befruchtung bis zum Erreichen der jeweiligen Stadiengrenzen ist für die einzelnen Versuchsserien in Tabelle A3 (im Anhang) aufgeführt. Zwischen zwei Parallelen, wie sie bei den Versuchsansätzen 4, 5 und 6 durchgeführt wurden, waren im Rahmen der durch die Beobachtungsintervalle gegebenen Genauigkeit für die Stadien IA bis III keine Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit festzustellen. Hinsichtlich der Entwicklungsdauer bis zum Ende des Stadiums IV, d. h. der Zeitpunkt an dem 50 % der Larven geschlüpft waren, betrug der Unterschied zwischen zwei Parallelen maximal 0.6 Tage.

Die Zeit von der Befruchtung bis zum Erreichen des jeweiligen Stadienendes betrug bei 2 °C 4.8 , 7.3 , 13.1 und 22.1 Tage für die Stadien IA, IB, II und III. Das Ende des Stadiums IV wurde bei dieser Temperatur nach 27.4 Tage erreicht. Bei 7 °C waren die entsprechenden Stadiengrenzen bereits nach 2.0 (IA/IB), 3.6 (IB/II), 5.8 (II/III), 10.1 (III/IV) und das Ende des Stadiums IV nach 13.4 Tagen zu verzeichnen (Mittelwerte der Versuchsansätze 2 und 3). Die Abbildung 7 veranschaulicht den Zusammenhang zwischen Temperatur und Geschwindigkeit der Eientwicklung auf der Basis aller Ergebnisse für die untersuchten Temperaturstufen. Für die Entwicklungsdauer von der Befruchtung bis zum Erreichen des jeweiligen Stadienendes (y) wurden die folgenden Regressionsgleichungen zur Beschreibung der Abhängigkeit von der Temperatur (x) ermittelt ($p < 0.001$ für alle Stadien):

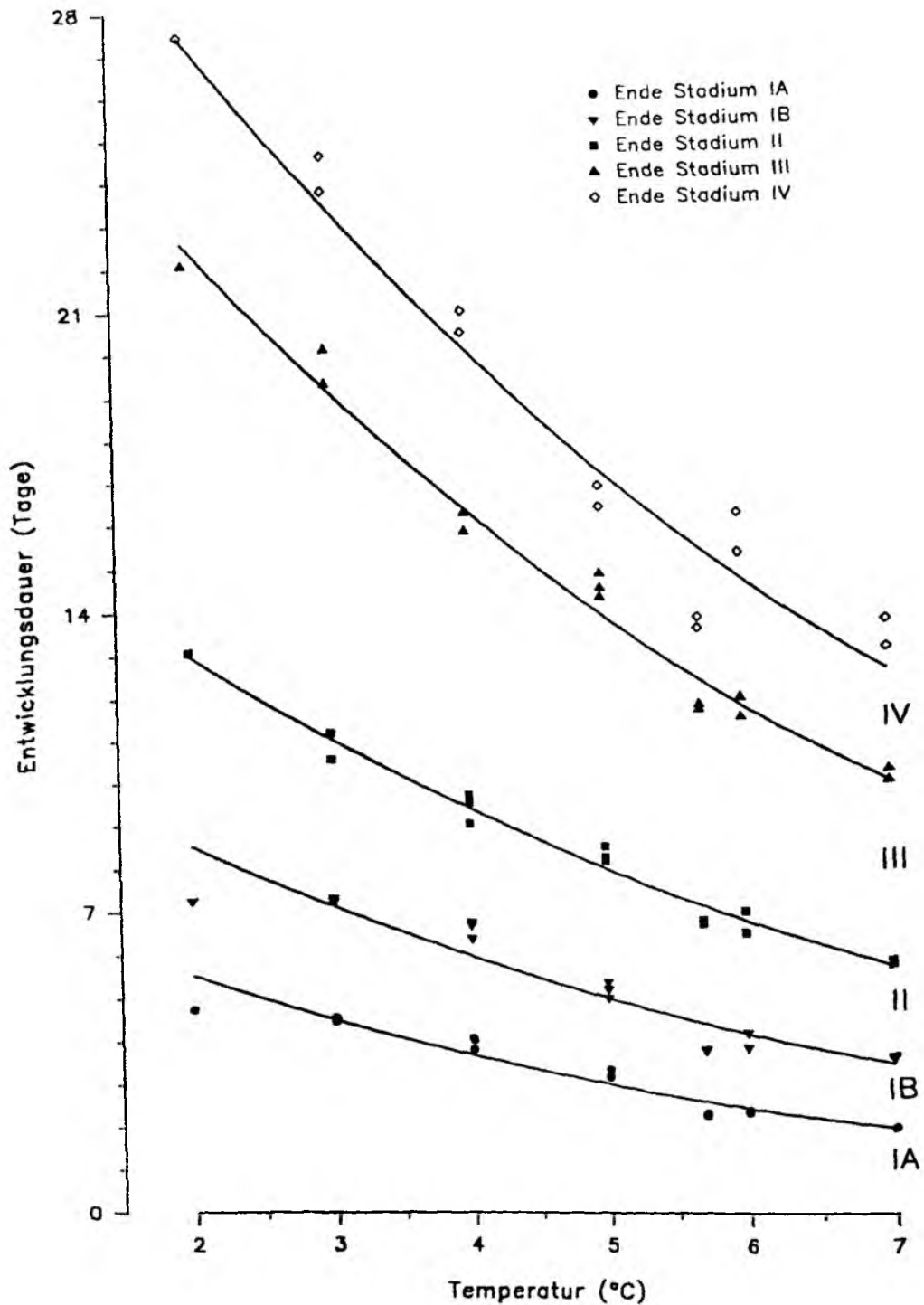


Abb. 7: Entwicklungsdauer der Dorscheier von Zeitpunkt der Befruchtung bis zum Erreichen des jeweiligen Stadienendes in Abhängigkeit von der Temperatur (Regressionsgleichungen zur Kurvenanpassung und Anzahl Versuchsgruppen im Text).

$$\begin{aligned} \text{Stadium IA: } & y = \exp(2.13 - 0.21 * x), r^2 = 0.93, n = 15 \\ \text{IB: } & y = \exp(2.50 - 0.18 * x), r^2 = 0.89, n = 15 \\ \text{II: } & y = \exp(2.89 - 0.16 * x), r^2 = 0.98, n = 15 \\ \text{III: } & y = \exp(3.44 - 0.16 * x), r^2 = 0.98, n = 15 \\ \text{IV: } & y = \exp(3.62 - 0.16 * x), r^2 = 0.91, n = 13. \end{aligned}$$

Hierbei fanden ausschließlich die jeweils bei dem höchsten Sauerstoffgehalt der verschiedenen Versuchsansätze beobachteten Entwicklungsgeschwindigkeiten Berücksichtigung. Die im Versuchsansatz 6 bei einer Umgebungstemperatur von 5 °C beobachteten Entwicklungsgeschwindigkeiten bei definierten Sauerstoffbedingungen (8.3 ml O₂/l) und ohne Kontrolle der Sauerstoffkonzentration wurden gemittelt. Für die Stadiengrenzen IA/IB bis III/IV standen damit insgesamt 15 Einzelwerte zur Verfügung. Da der Umfang des Ausgangsmaterials bei den Versuchsserien 8 und 9 keine Beobachtungen bis zum Schlupf der Larven erlaubte, beruhen die Angaben für die Gesamtdauer der Eientwicklung auf 13 Einzelwerten (Tab. A3, im Anhang).

Innerhalb der einzelnen Versuchsansätze hatten die verschiedenen Sauerstoffkonzentrationen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier bis zum Erreichen des Stadiums IV keinen nennenswerten Einfluß (Tab. 5, im Anhang). Für den mittleren Schlupfzeitpunkt der Larven waren leichte Variationen zu verzeichnen, die aber mit maximal 0.9 Tagen (Ansatz 4) in Relation zur Gesamtentwicklungsdauer nicht als gravierend anzusehen sind und keinen generellen Trend zeigen.

Abbildung 8 veranschaulicht die Ergebnisse zur Entwicklungsgeschwindigkeit bei unterschiedlichen Sauerstoffgehalten. Die Entwicklungsdauer von der Befruchtung bis zum Erreichen der jeweiligen Stadiengrenze ist hier nach den o. g. Regressionen normiert auf eine Umgebungstemperatur von 5 °C aufgetragen. Für die Stadien IA bis III weisen die Einzelwerte für die in den verschiedenen Experimenten beobachteten Entwicklungszeiten keine große Abweichung zum Mittel über alle Sauerstoffstufen auf. Beim Stadium IV zeigt sich dagegen eine höhere Variabilität. In einigen Fällen liegt der berechnete Schlupfzeitpunkt sogar im Bereich der Maximalwerte anderer Versuchsreihen für die Entwicklungsdauer bis zum Erreichen der Grenze zwischen den Stadien III und IV. Die Variationskoeffizienten betragen zwischen 4.2 % (Stadium II) und 9.0 % (Stadium IV). Für keines der Stadien ergab sich eine signifikante Korrelation zwischen der Sauerstoffkonzentration und der Entwicklungsdauer.

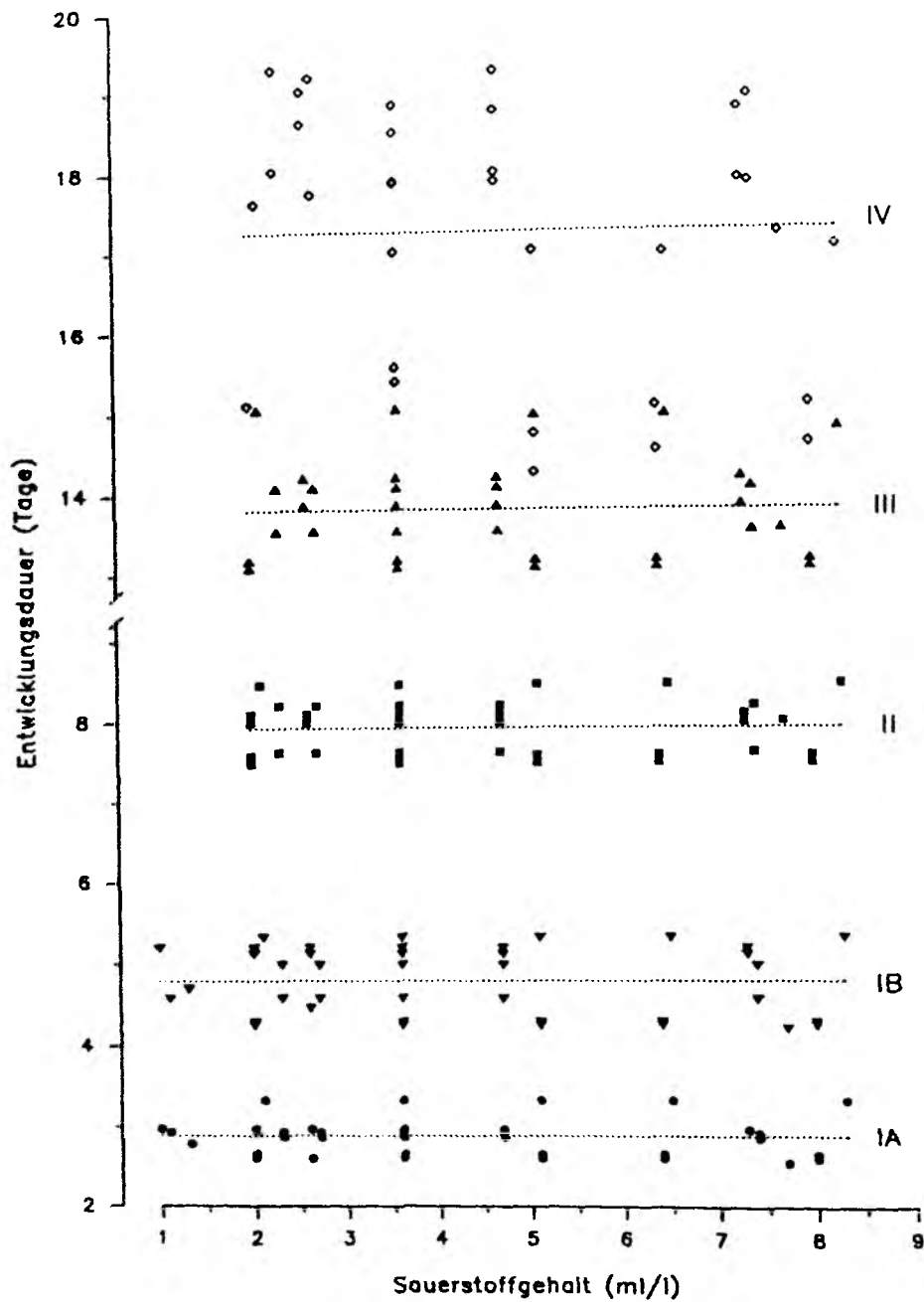


Abb. 8: Entwicklungsdauer der Dorscheier bei verschiedenen Sauerstoffgehalten, normiert auf eine Entwicklungstemperatur von 5 °C (Anzahl Versuchsgruppen zwischen 34 (Stadium IV) und 43 (Stadium IA),: Mittelwert über alle Sauerstoffstufen).

3.1.2 Entwicklungserfolg in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt

Die in Tabelle A3 (im Anhang) aufgeführten Ergebnisse zeigen, daß bei Sauerstoffkonzentrationen von 1.0 bis 1.3 ml/l die Eier im Stadium IB (Ansatz 3) oder kurz nach dem Erreichen des Stadiums II (Ansätze 1 und 2) starben. Bei Sauerstoffgehalten zwischen 2.0 und 2.3 ml/l überlebten die Eier in den bei 7 °C durchgeführten Versuchsserien der Ansätze 2 und 3 bis zum Stadium III. Bei gleichen Sauerstoffgehalten, aber niedrigeren Erbrütungstemperaturen entwickelten sich die Eier in den bei 6 °C durchgeführten Versuchsserien der Ansätze 2 und 3 und im Ansatz 4 (5.7 °C) bis zum Stadium IV bzw. in den Ansätzen 5 (5.7 °C) und 6 (5 °C) bis zum Schlupf. Bei Sauerstoffkonzentrationen von 2.6 ml/l und mehr wurde in allen Fällen eine erfolgreiche Entwicklung beobachtet.

In Abbildung 9 sind die zeitlichen Änderungen in der Sterblichkeit während der Eientwicklung für die einzelnen Sauerstoffgehalte der Versuchsansätze 5 und 6 getrennt dargestellt. Nach der Befruchtung wurden zunächst niedrige Sterblichkeitsraten beobachtet. Für das Stadium IA betrug die Sterblichkeitsrate auf allen Sauerstoffstufen weniger als 5 % pro Tag. Im weiteren Verlauf der Entwicklung war dann eine Zunahme der Sterblichkeit zu verzeichnen, wobei hohe Werte insbesondere in den Stadien II (Ansatz 5) bzw. IB (Ansatz 6) und im Stadium IV (beide Versuchsreihen) auftraten. Bei den Stadien IB und II war ein deutlicher Einfluß herabgesetzter Sauerstoffgehalte auf die Sterblichkeit zu beobachten. Im Stadium II stieg die Sterblichkeitsrate von 1 bis 17 % pro Tag bei Sauerstoffgehalten von mehr als 5 ml/l auf 11 bis 33 % pro Tag bei den unteren Sauerstoffstufen ($< 5 \text{ ml O}_2/\text{l}$) an. Nur in einem der beiden Experimente (Ansatz 5) wurden auch am Ende der Eiphase auf der niedrigsten Sauerstoffstufe erhöhte Sterblichkeitsraten beobachtet, die im Stadium IV auf 24 bis 43 % pro Tag anstiegen. In dem anderen Experiment (Ansatz 6) lagen die Sterblichkeitsraten im Stadium IV bei den verschiedenen Sauerstoffkonzentrationen dagegen nur zwischen 8 und 19 % pro Tag. Danach deutet sich für den Zeitraum von der Gastrulation bis zum Verschluß des Blastoporus (Stadien IB und II), aber nicht für die Phase unmittelbar vor dem Schlupf (Stadium IV), eine generell erhöhte Empfindlichkeit gegenüber herabgesetzten Sauerstoffgehalten an.

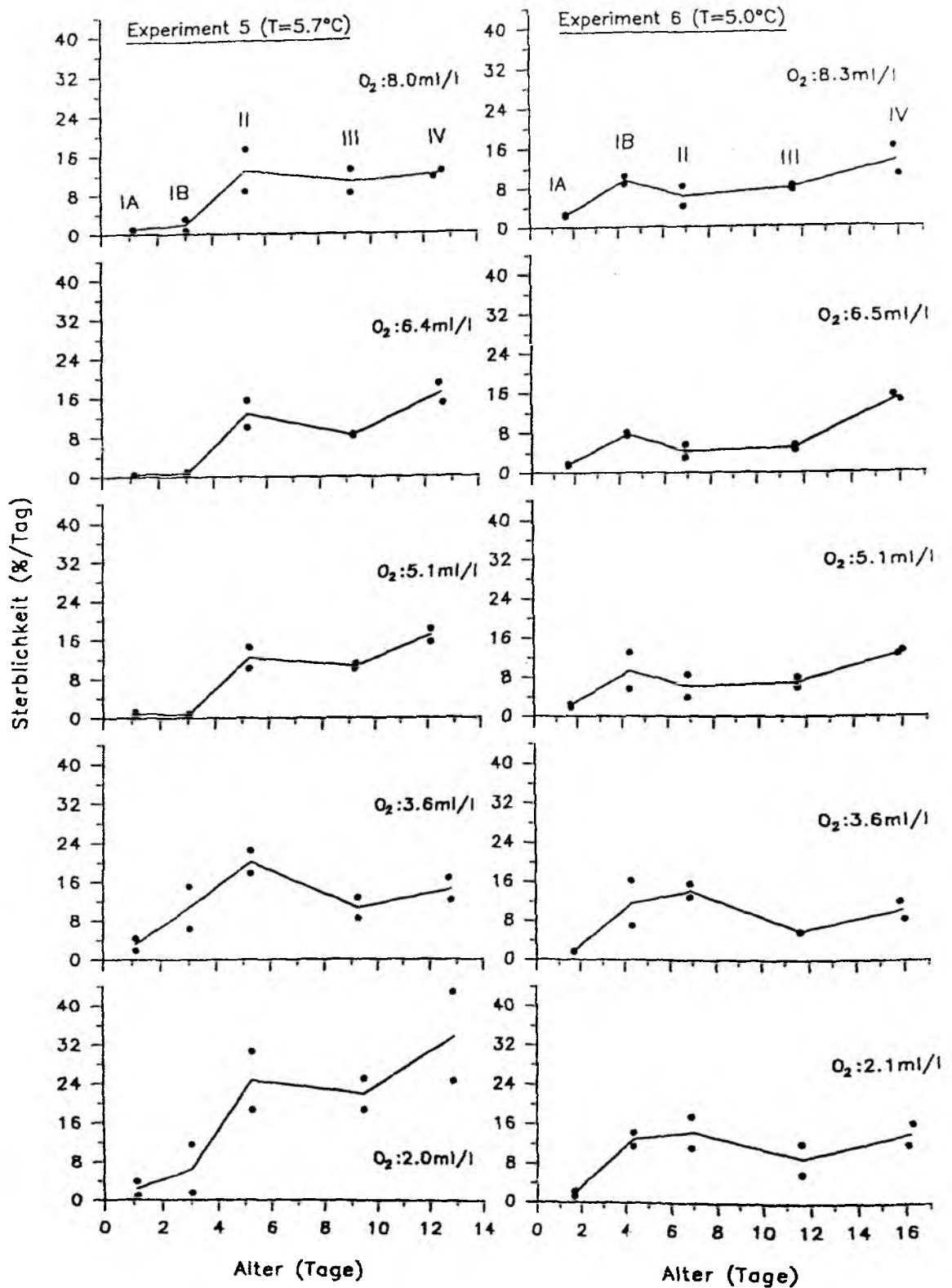


Abb. 9: Sterblichkeit der einzelnen Entwicklungsstadien bei unterschiedlichen Sauerstoffgehalten.

Abbildung 10 zeigt den Zusammenhang zwischen der Sauerstoffkonzentration und dem Anteil der insgesamt bis zum mittleren Schlupfzeitpunkt überlebender Eier für die Versuchsansätze 5 und 6. Bei Sauerstoffgehalten von mehr als 5 ml/l betrug der Anteil überlebender Eier im Mittel um 30 %. Bei Sauerstoffkonzentrationen von weniger als 5 ml/l nahm der Anteil überlebender Eier erheblich ab, wobei der Schlupferfolg im Ansatz 5 (5.7 °C) in beiden Parallelen deutlich unter dem im Ansatz 6 (5 °C) lag. Auf dem untersten Sauerstoffniveau von 2.1 ml O₂/l (Experiment 6, 5.0 °C) bzw. 2 ml O₂/l (Experiment 5, 5.7 °C) entwickelten sich im Mittel nur noch 15 bzw. 5 % der Eier bis zum Schlupf.

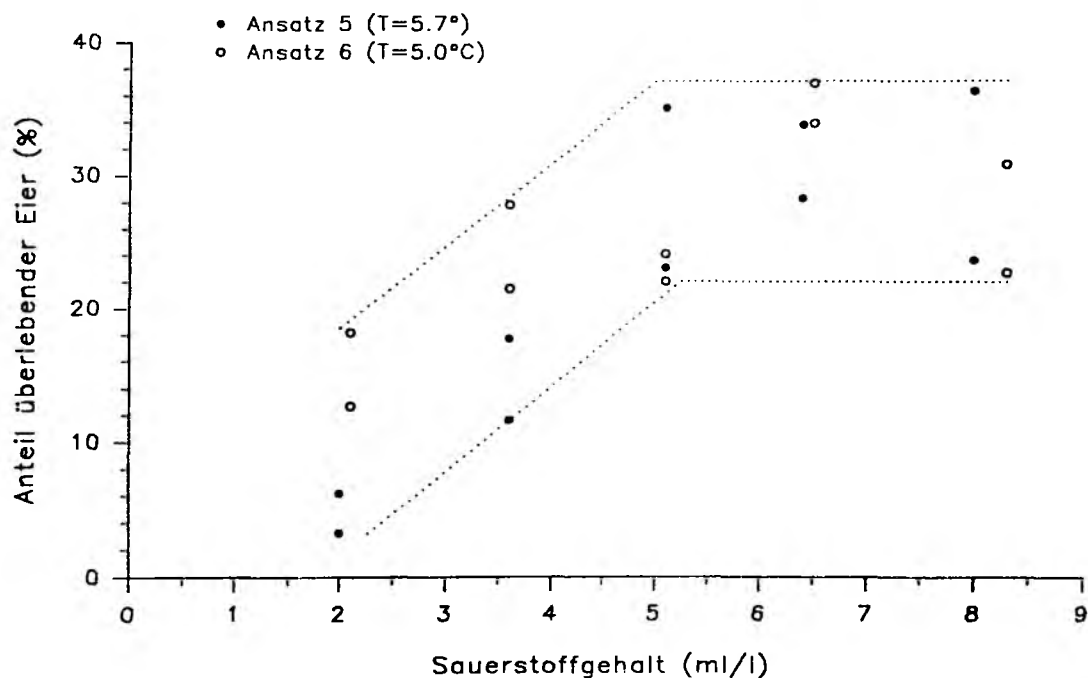


Abb. 10: Anteil der bis zum mittleren Schlupfzeitpunkt überlebenden Dorscheier in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt.

3.2 Hydrographie

3.2.1 Jahreszeitlicher Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration im zentralen Bornholmbecken

Zur generellen Charakterisierung der in den einzelnen Jahren angetroffenen hydrographischen Situation ist in den Abbildungen 11 bis 14 der zeitliche Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration im Zentrum des Untersuchungsgebietes (Station 20; 55°17.5'N, 15°45'E) dargestellt. Die Abbildungen geben die für das Bornholmbecken typischen Schichtungsverhältnisse mit einer weitgehend isohalinen Deckschicht ($S < 8$ PSU) oberhalb einer ausgeprägten Salzgehaltssprungschicht wieder. In der Deckschicht ist der Jahresgang durch das Auftreten hoher vertikaler Temperaturgradienten und einer Abnahme der Sauerstoffkonzentration im Sommer gekennzeichnet.

Im März 1987 lag die Temperatur in Folge eines sehr kalten Winters in der Deckschicht unter 0 °C und betrug im Zwischenwasser weniger als 1 °C (Abb. 11). Erst im Bereich unterhalb der Salzgehaltssprungschicht, der von der winterlichen Konvektion nicht erfaßt wird, waren mit zunächst bis über 7 °C wesentlich höhere Temperaturen zu verzeichnen. In 50 m Tiefe erfolgte mit einer Temperaturerhöhung auf 1 °C bis Ende Mai und auf 2 °C bis Anfang August eine nur sehr langsame Erwärmung des Winterwassers. Anfang September wurde in 60 m Tiefe ein schwacher Warmwassereinschub registriert. Im Bodenwasser traten bei Salzgehalten über 15 PSU und Sauerstoffkonzentrationen unter 1 ml/l, abgesehen von einem leichten Rückgang der Temperatur auf knapp unter 6 °C, keine nennenswerten Änderungen im Jahresgang auf.

1988 war, wie auch in den folgenden Jahren, die Auskühlung der Decksicht im Winter wesentlich weniger stark ausgeprägt als im Vorjahr (Abb. 12). Im Zwischenwasser betrug die Temperatur von Mitte März bis Anfang September zwischen 3 und 4 °C. Im Bodenwasser zeigte die Temperatur (≈ 6 °C), der Salzgehalt (< 15 PSU) und die Sauerstoffkonzentration (< 1 ml O₂/l) bis Anfang September einen, wie im Vorjahr, relativ gleichförmigen Verlauf. Mitte September wurde im Tiefenwasser ein deutlicher Warmwassereinschub mit einer Kerntemperatur von 10.5 °C beobachtet, der mit einem Anstieg des Bodensalzgehaltes auf 15.3 PSU und, bis Anfang Oktober, mit einer Anhebung der 1 ml O₂/l - Isolinie von 85 auf 65 m Tiefe verbunden war.

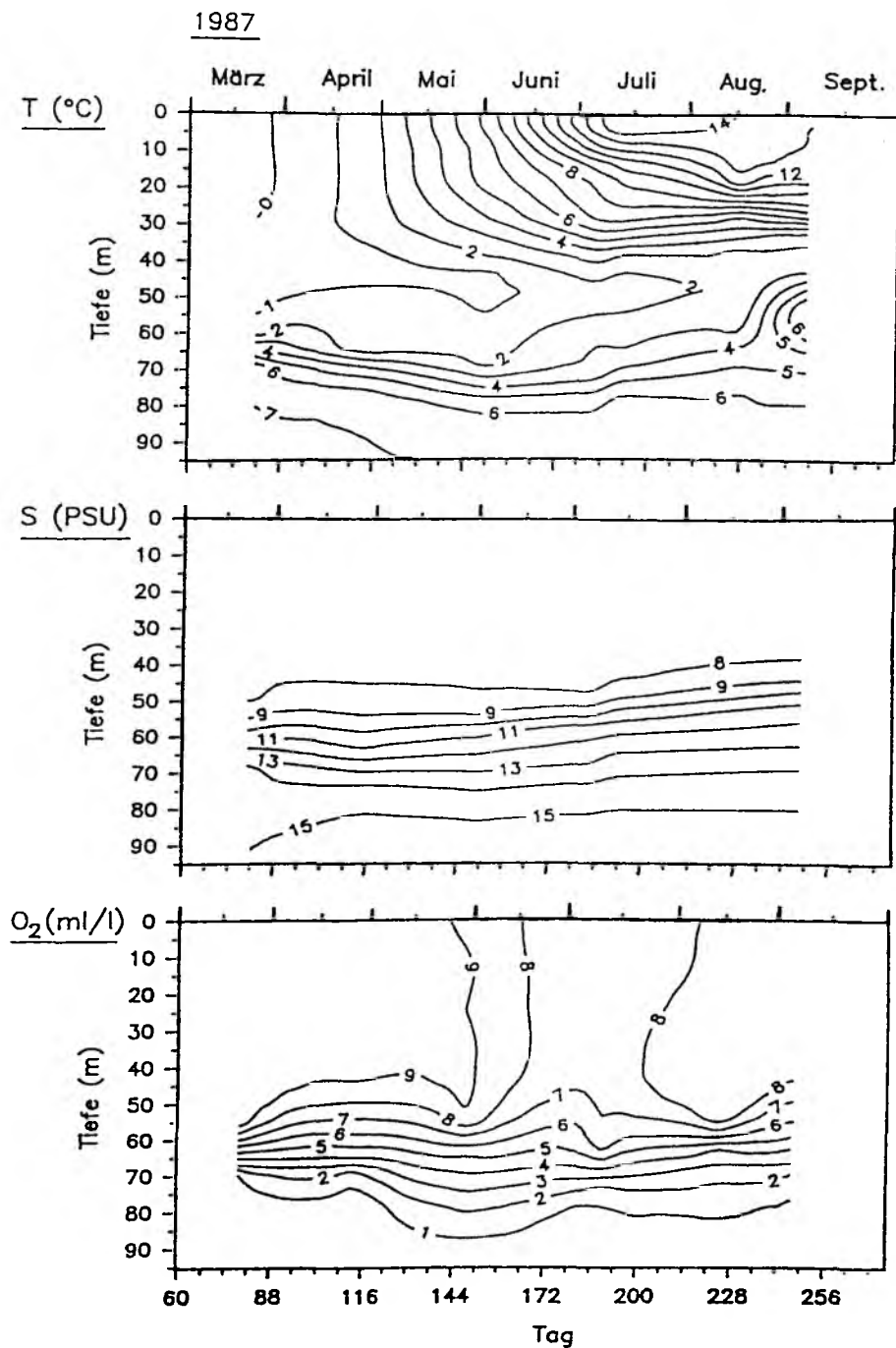


Abb. 11: Jahreszeitlicher Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration 1987 (Station 20; 55°17.5'N, 15°45'E).

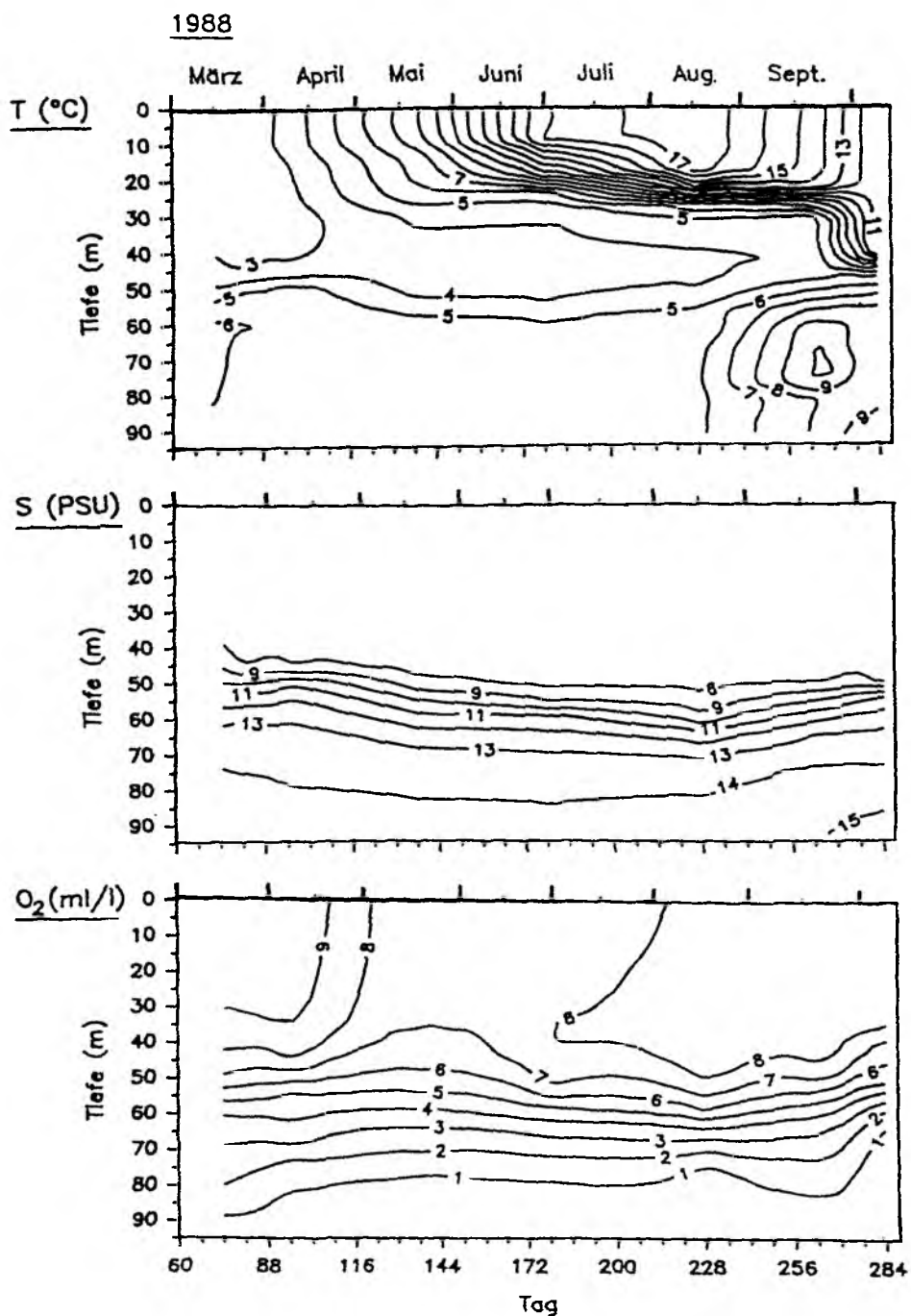


Abb. 12: Jahreszeitlicher Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration 1988 (Station 20; 55° 17.5'N, 15° 45'E).

1989 wurde im Zwischenwasser ein weiterer Anstieg der Temperatur auf 4 bis 5 °C beobachtet (Abb. 13 links). Zwischen 60 und 75 m Tiefe waren im März mit Temperaturen über 7 °C noch Reste des Warmwassereinschubes vom vorangegangenen Herbst vorhanden. Im Bodenwasser traten bis Ende April vorübergehend Salzgehalte von mehr als 15 PSU und Sauerstoffgehalte von über 1 ml/l auf, die wahrscheinlich auf ein Einstrom von Tiefenwasser aus dem Arkonabecken im vorherigen Winter zurückgehen.

1990 wurde im Zwischenwasser eine nochmalige Erwärmung auf 5 bis 6 °C bis Anfang Juni und danach auf bis zu 6.7 °C Anfang Juli beobachtet (Abb. 13 rechts). Am Grund betrugen Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration zunächst weniger als 15 PSU bzw. 1 ml/l. Im April führte eine Unterschichtung des alten Bodenwassers durch kälteres ($T < 6\text{ °C}$) und salzreiches ($S > 15\text{ PSU}$) Wasser mit einem Sauerstoffgehalt von bis zu 3.2 ml/l zu einem intermediären Sauerstoffminimum ($\text{O}_2 < 1\text{ ml/l}$) in 75 m Tiefe und nachfolgend bis Mitte Juni zu Sauerstoffkonzentrationen von 1 bis 2 ml/l im Tiefenwasser.

1991 traten im Zwischenwasser mit weniger als 3 °C bis Ende Mai und maximal 4 °C bis Mitte Juni niedrigere Temperaturen als im Vorjahr auf (Abb. 14 links). Im Bodenwasser war in Folge eines Einstroms von kaltem Tiefenwasser ($T < 4\text{ °C}$) zunächst eine wesentliche Verbesserung der Sauerstoffverhältnisse festzustellen. Von Anfang April bis Mitte Juni wurde dann aber eine sukzessive Abnahme der Sauerstoffkonzentration in Bodennähe von 4 auf 1 ml/l beobachtet. Dies entspricht einem Rückgang von 0.2 ml O_2/l pro Woche.

1992 ist im März ein ausgeprägter Einstrom von salzreichem Wasser mit einem Sauerstoffgehalt von bis zu 4.7 ml/l im Tiefenwasser zu erkennen (Abb. 14 rechts). Am Boden betrug die Temperatur 5.8 °C und der Salzgehalt 16.8 PSU. Im Zwischenwasser lag die Temperatur bis Ende April unter 4 °C und bis Mitte Juni zwischen 4 und 5 °C. Im Tiefenbereich von 60 bis 85 m war die Temperatur mit knapp über 6 °C im gesamten Zeitraum stabil. Von Ende März bis Anfang Juli ging die Sauerstoffkonzentration im Bodenwasser von 4 auf 1 ml/l zurück, womit die Sauerstoffabnahme, wie im Vorjahr, 0.2 ml O_2/l pro Woche betrug.

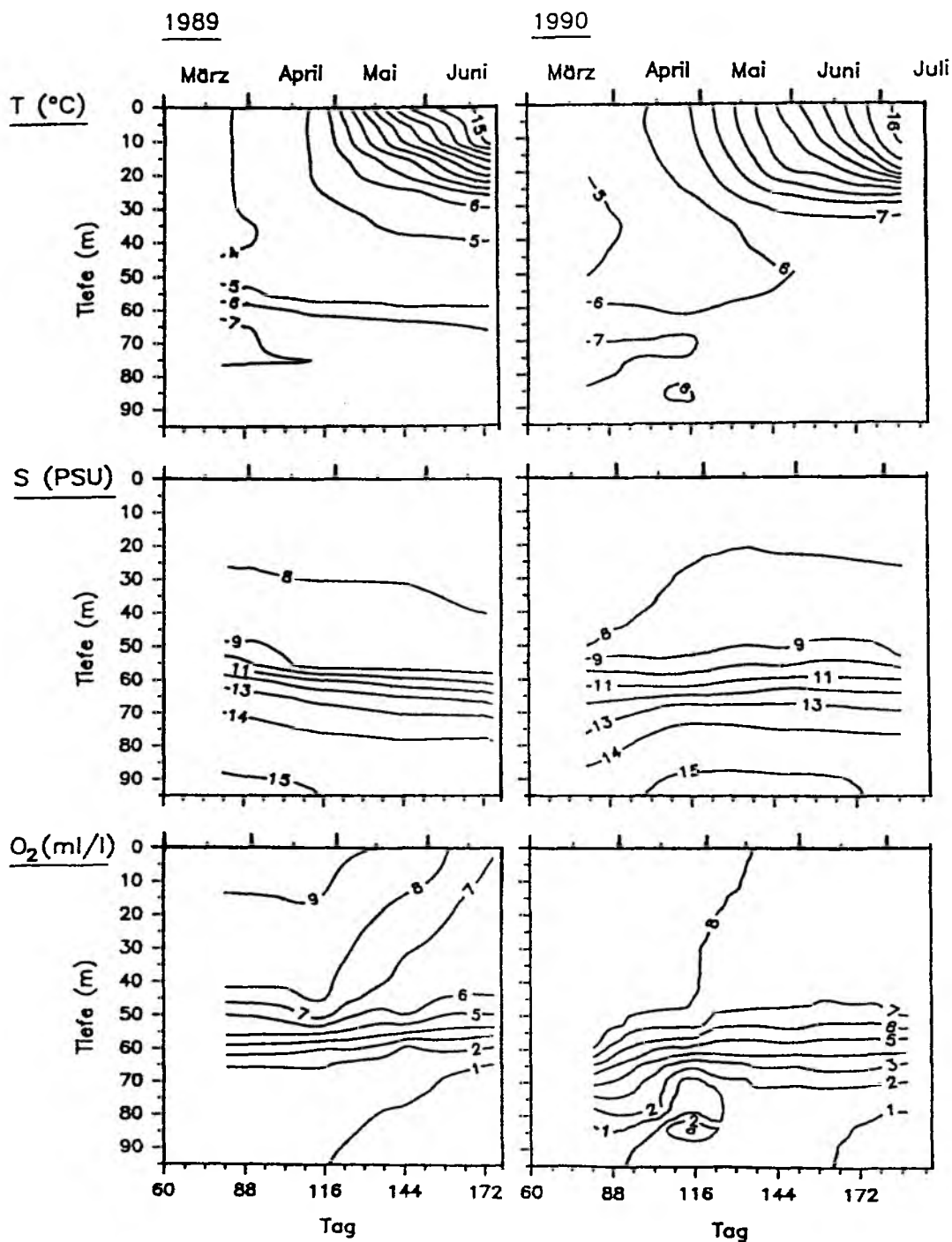


Abb. 13: Jahreszeitlicher Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration 1989 und 1990 (Station 20; 55° 17.5' N, 15° 45' E).

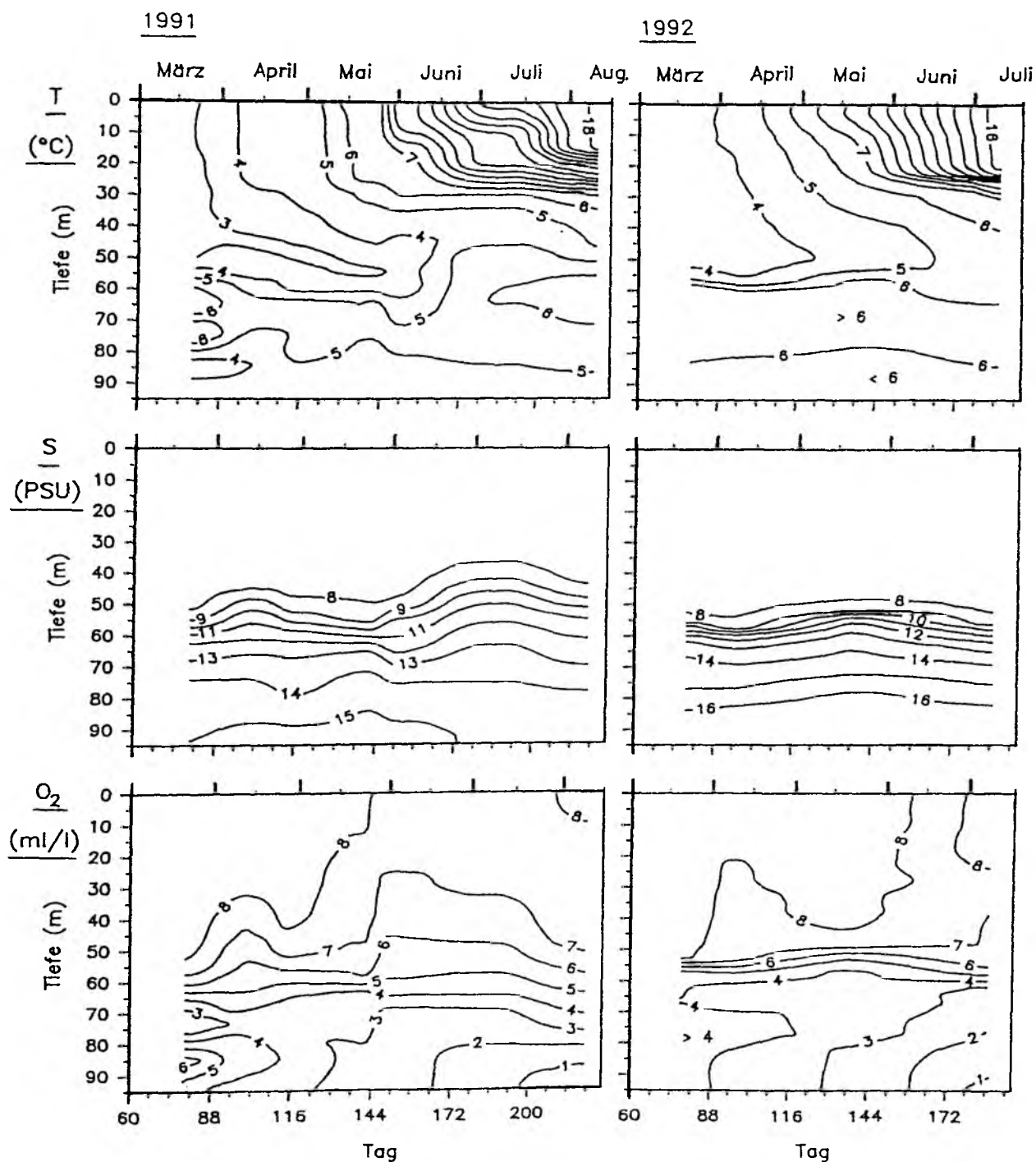


Abb. 14: Jahreszeitlicher Verlauf von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration 1991 und 1992 (Station 20; 55°17.5'N, 15°45'E).

3.2.2 Verteilung von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration entlang ausgewählter hydrographischer Schnitte

Die Abbildungen 15 bis 17 zeigen jeweils für den April der einzelnen Jahre des Untersuchungszeitraumes die Verteilung von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration entlang hydrographischer Schnitte von West nach Ost. Mit 55°17.5' nördlicher Breite beginnen diese Zonalschnitte südöstlich der Inselgruppe Christiansö, Frederiksö und Grasholm und enden nordwestlich der Stolper Rinne.

Im April '87 (Abb. 15 links) waren für den Salzgehalt und die Sauerstoffkonzentration keine ausgeprägten horizontalen Gradienten zu beobachten. Dies gilt nicht für die Temperatur. An Hand des Verlaufs der 1 °C - Isothermen ist im westlichen Teil (Station 18 und 19) eine größere Mächtigkeit des Winterwassers mit Temperaturen unter 1 °C zwischen 30 und 65 m Tiefe als im zentralen und östlichen Bereich des Schnittes zu erkennen.

Für den April '88 (Abb. 15 rechts) zeigt sich eine leichte Aufwölbung der Isohalinen für Salzgehalte von 9 bis 13 PSU, der 5° - Isotherme und der 5 ml O₂/l - Isolinie bei 15°45'E (Station 20), die auf das Vorliegen einer zyklonalen Zirkulation im zentralen Bornholmbecken hinweist.

Im April '89 (Abb. 16 links) sind die Reste eines Warmwassereinschubes aus dem Arkonabecken vom vorangegangenen Herbst im zentralen Bereich des Schnittes (Station 20) in 70 bis 75 m Wassertiefe ($T > 7\text{ °C}$) zu erkennen. Ansonsten traten unterhalb der Halokline nur geringe Gradienten auf.

Im April '90 (Abb. 16 rechts) führte ein Einstrom von kaltem und sauerstoffreichem Wasser zu einer grundlegenden Änderung der zonalen Verteilung von Temperatur und Sauerstoffgehalt. Die niedrigsten Temperaturen wurden im westlichen Bereich beobachtet, wobei sich eine Kaltwasserschicht ($T < 6\text{ °C}$) in 80 bis 90 m Tiefe nach Osten bis 15°50'E erstreckte. Im Bodenwasser unterhalb der Kaltwasserschicht nahm der Sauerstoffgehalt von Westen nach Osten deutlich ab. Im Zentrum des Bornholmbeckens trat ein ausgedehntes Sauerstoffminimum mit weniger als 1 ml O₂/l zwischen 65 und 75 m Wassertiefe, das mit Temperaturen über 7 °C verbunden war. Weiter östlich erstreckte sich der Bereich mit Sauerstoffkonzentrationen unter 1 ml/l von 70 m (Station 21) bzw. 65 m (Station 22) bis zum Boden.

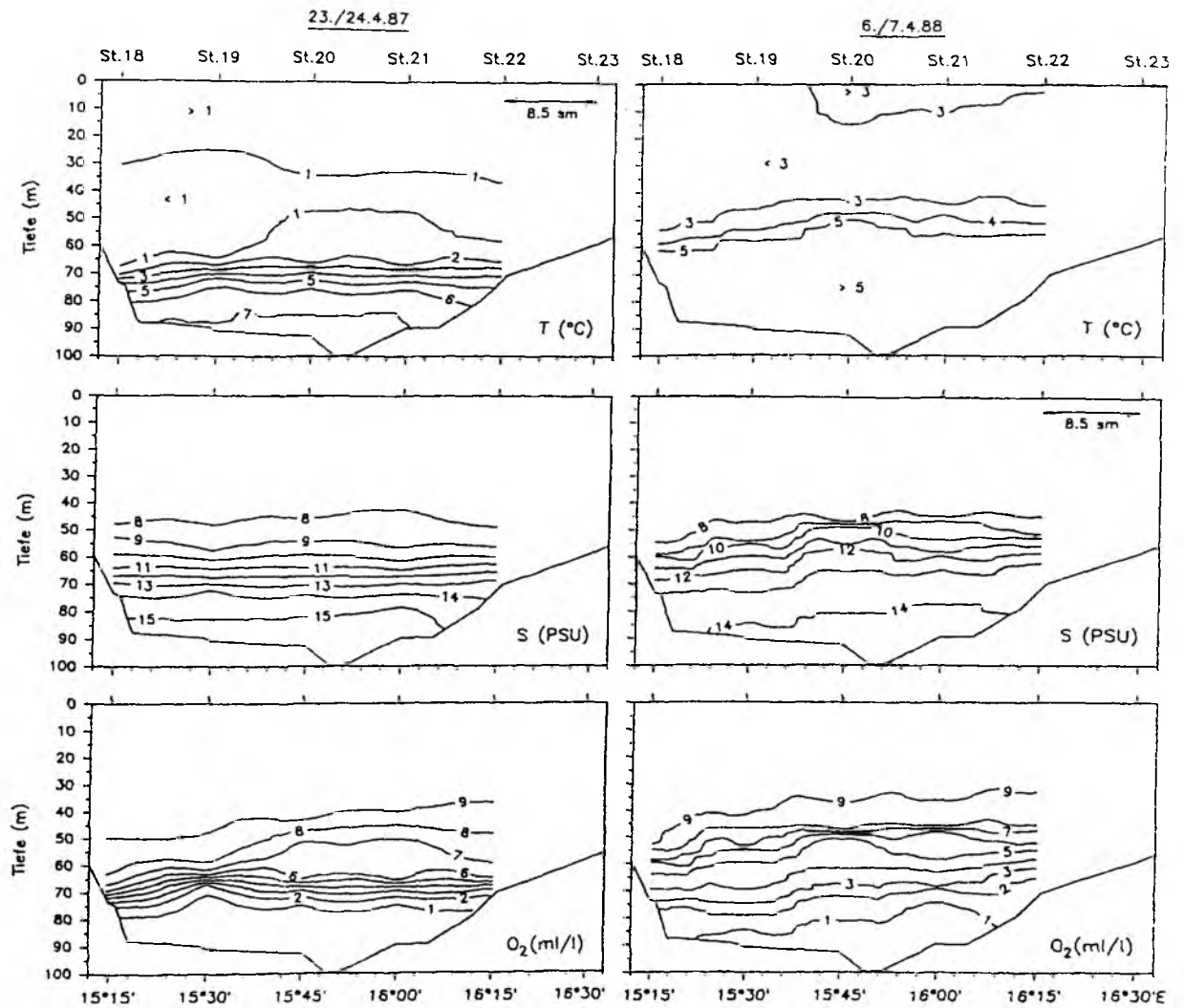


Abb. 15: Zonalschnitte von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration im April 1987 und im April 1988 (Stationen 18 bis 22; 55°17.5'N).

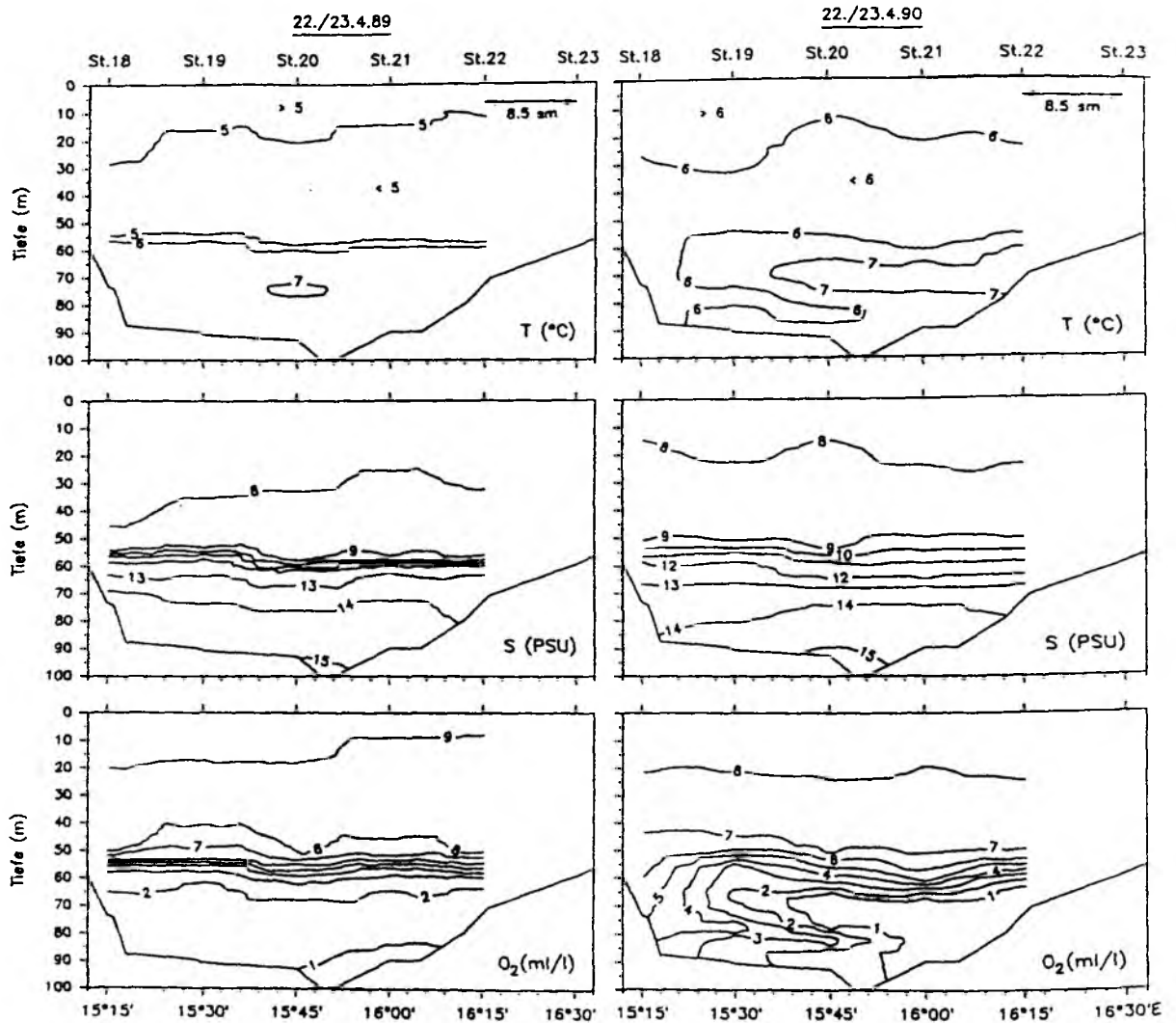


Abb. 16: Zonalschnitte von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration im April 1989 und im April 1990 (Stationen 18 bis 22; 55° 17.5'N)

Im April '91 (Abb. 17 links) wurden mit niedrigen Temperaturen und hohen Sauerstoffgehalten im Westen sowie hohen Temperaturen und niedrigen Sauerstoffgehalten im Osten eine prinzipiell ähnliche Situation wie im Vorjahr angetroffen, wobei die Sauerstoffkonzentration mit 3 bis 4 ml/l im zentralen und 2 bis 3 ml/l im östlichen Bereich aber deutlich höher war.

Im April '92 (Abb. 17 rechts) wurden, bedingt durch einen relativ starken Salzwassereinbruch, ab 80 m Wassertiefe Salzgehalte von mehr als 16 PSU registriert. Die Isohalinen und, abgesehen von den Randbereichen, auch die Isothermen, zeigten einen weitgehend horizontalen Verlauf. In Folge der Unterschichtung des ehemaligen Bodenwassers trat im westlichen Bereich wie in den beiden Jahren zuvor ein intermediäres Sauerstoffminimum (3.5 bis 4 ml O₂/l) in Tiefen zwischen 60 und 75 m auf. Die niedrigste Sauerstoffkonzentration wurden östlich des Zentrums (Station 22) in 55 m Tiefe mit 2.5 ml/l bei einer Temperatur von 7.1 °C angetroffen. Am östlichen Ende des Schnittes (Station 23) betrug die Temperatur und der Sauerstoffgehalt am Boden 3.8 °C bzw. 6.7 ml/l.

Für die Jahre 1987 bis 1989 verdeutlicht die Lage der Isohalinen die weitgehende Isolation des Bodenwasser des Bornholmbeckens, die nur von unperiodischen Änderungen der Einstromlage unterbrochen wird. Die in den Jahren 1990 bis 1992 vorgefundenen Verhältnisse veranschaulichen den Verlauf derartiger Einstromlagen, bei denen das alte Bodenwasser von dem über das Bornholmgatt im Nordwesten einströmende, sauerstoffreiche Tiefenwasser in den östlichen Bereich des Bornholmbeckens verdrängt wird und letztlich in die Stolper Rinne abfließt.

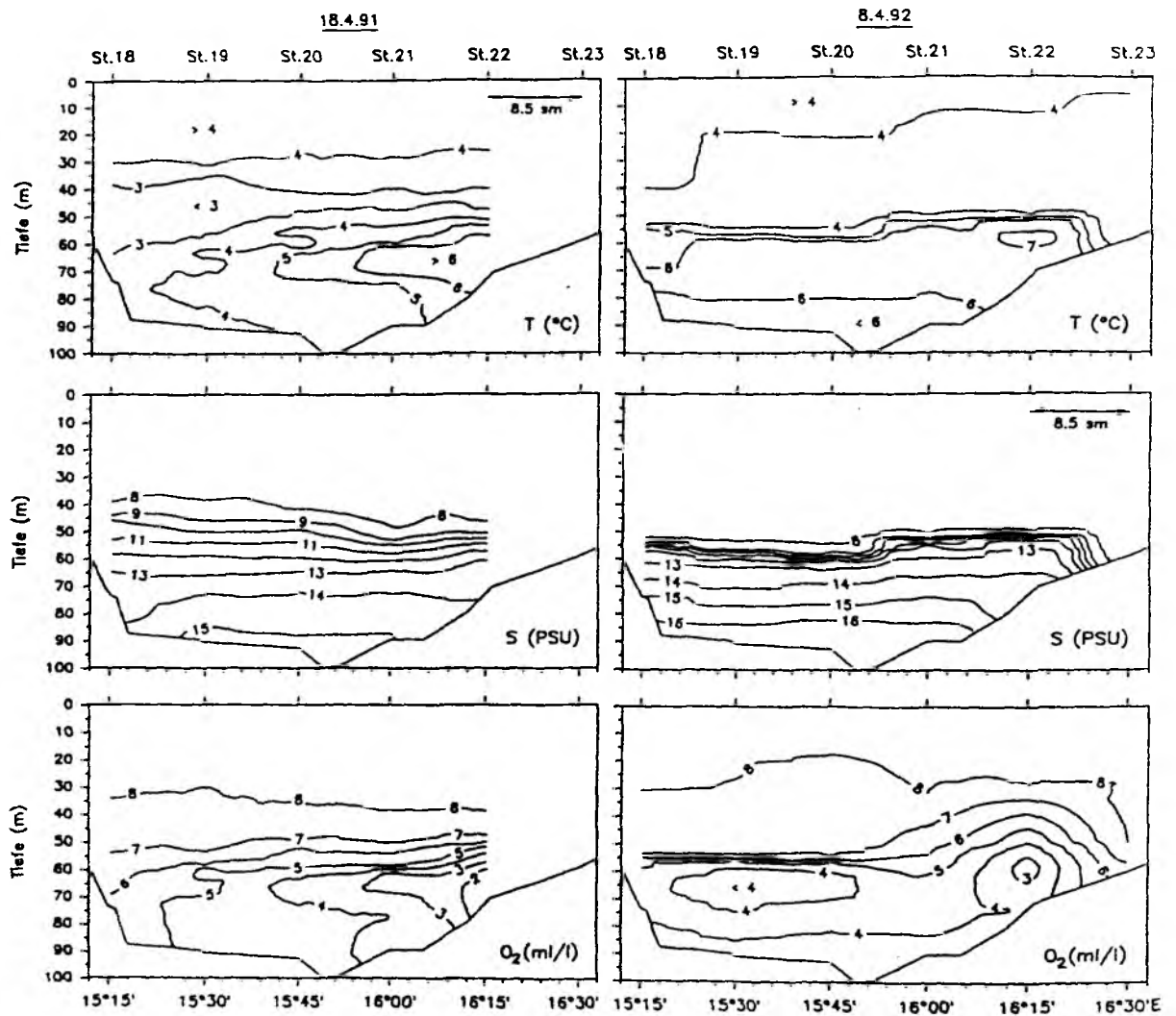


Abb. 17: Zonalschnitte von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration im April 1991 und im April 1992 (Stationen 18 bis 22 bzw. Stationen 18 bis 23; 55°17.5'N).

3.3 Verteilung und Sterblichkeit der Eier

3.3.1 Häufigkeit vor dem Fang abgestorbener Eier

In Abbildung 18 ist der mittlere Anteil vor dem Fang abgestorbener Dorscheier für die einzelnen Planktonaufnahmen der Jahre 1987 bis 1992 dargestellt. Zu Beginn der Laichzeit im März betrug das arithmetrische Mittel des Anteils der toten Eier an den insgesamt vorgefundenen Eiern zwischen 5 und 14 %. Im weiteren Verlauf der Laichsaison war ein Anstieg auf 18 bis 26 % im Juli zu beobachten. Die höchsten Anteile an toten Eiern traten am Ende der Laichzeit im August 1991 und im September 1988 mit Werten um 30 % auf, während 1987 im gleichem Zeitraum mit 19 bis 21 % ein vergleichsweise niedriger Anteil dieser Eier an den Gesamtfängen vorlag. Trotz der zwischen den Jahren bestehenden Variabilität ist eine generelle Tendenz zu einem Anstieg der relativen Häufigkeit toter Eier mit fortschreitender Laichzeit festzustellen.

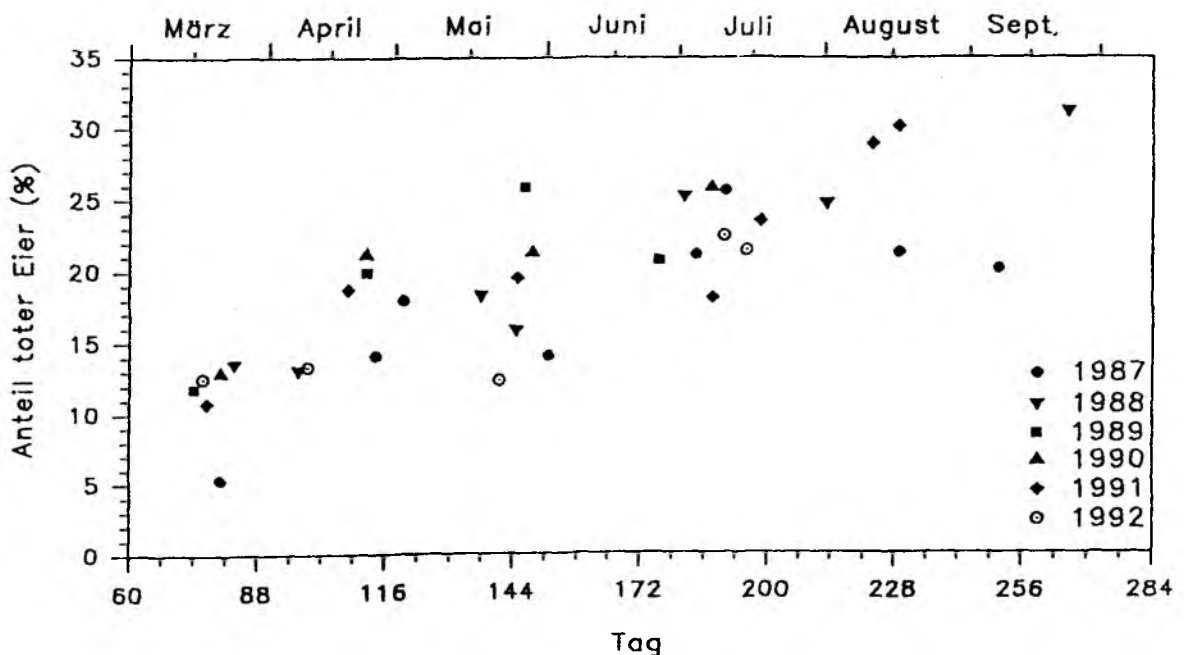


Abb. 18: Anteil vor dem Fang abgestorbener Dorscheier im Verlauf der Laichsaison (Mittelwerte für die einzelnen Fangtermine in den Jahren 1987-1992).

Abbildung 19 zeigt die Tiefeneinstellung der bereits vor dem Fang abgestorbenen Eier für die verschiedenen Termine, an denen eine vertikal-auflösende Probennahme durchgeführt wurde. Da die maximale Fangtiefe bei den einzelnen Probenserien je nach Wassertiefe schwankte (Tab. A2 im Anhang), ist zur besseren Vergleichbarkeit an Stelle der absoluten Fangtiefe die Distanz zum Grund als Tiefenachse verwendet worden. Zu allen Terminen betrug der mittlere Anteil toter Eier im oberen Bereich der Vertikalverteilung weniger als 5 % und stieg auf 15 bis 35 % in Tiefen von 10 bzw. 5 m über dem Grund an. Im April und Juli 1987 lag der Anteil an toten Eiern in den untersten Tiefenhorizonten mit einem Bodenabstand von 4 bis 5 m sogar bei 45 bzw. 50 %. Dies veranschaulicht, daß die Eier nach dem Absterben zu Boden sinken und sich damit u. U. zu einem wesentlichen Teil außerhalb des mit geschleppten Planktonfanggeräten zugänglichen Bereiches der Wassersäule befinden können.

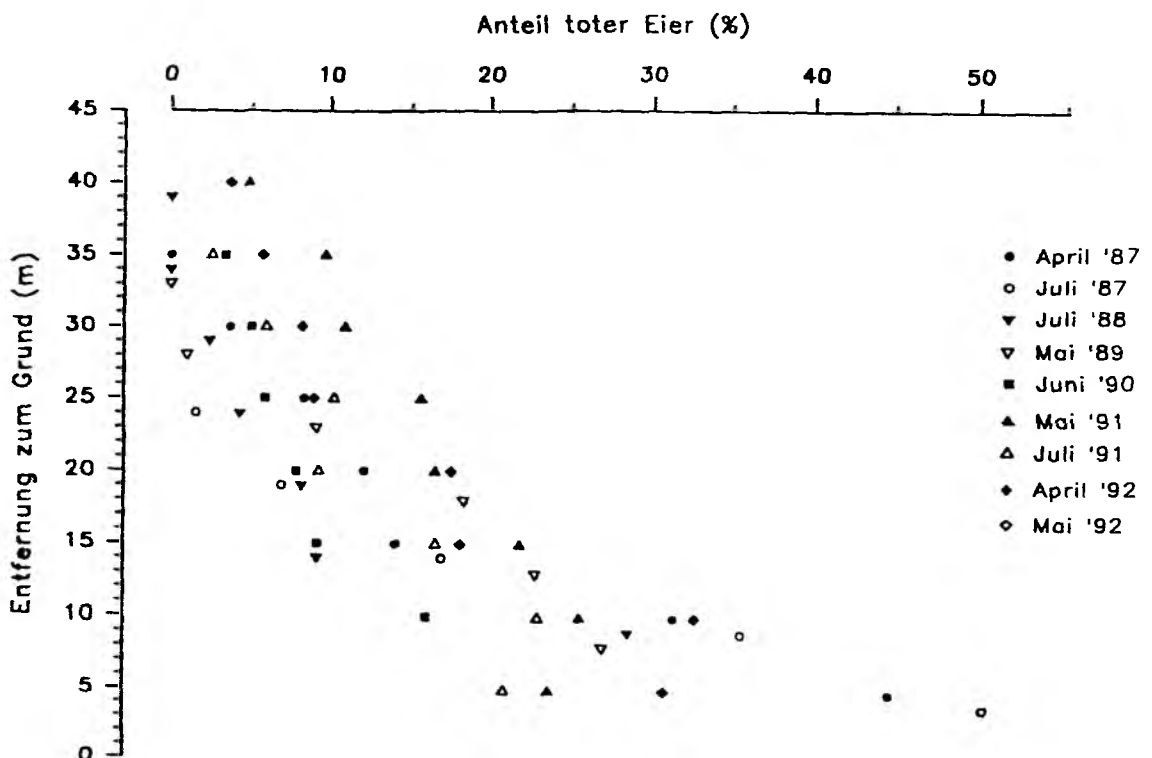


Abb. 19: Mittlerer Anteil vor dem Fang abgestorbener Dorscheier in Abhängigkeit von der Fangtiefe relativ zum Grund.

3.3.2 Vertikalverteilung der Eier mit Bezug auf die hydrographischen Bedingungen

Im Untersuchungszeitraum wurden hinsichtlich der Tiefeneinstellung der Eier und der vertikalen Ausdehnung des Bereiches hoher Eikonkonzentration deutliche Unterschiede in Relation zu der jeweils angetroffenen hydrographischen Situation beobachtet. In den Abbildungen 20 bis 23 sind die mittleren Konzentrationen an Dorscheiern aller Entwicklungsstadien zusammengekommen gegen die Tiefe aufgetragen, und die Vertikalprofile von Temperatur, Salzgehalt, Dichte und Sauerstoffkonzentration für die verschiedenen Termine dargestellt.

Im April und im Juli 1987 waren ausgeprägte, eng begrenzte Verteilungsgipfel mit maximalen mittleren Konzentrationen von 5.39 bzw. 0.68 Eiern pro m^3 in 70 bzw. 65 m Wassertiefe zu verzeichnen (Abb. 20). In diesen Tiefenhorizonten, die im unteren Bereich der Halokline liegen, wurden im April 71 % und im Juli 54 % der insgesamt erfaßten Eier gefangen. Oberhalb dieser Tiefenstufen, also im zentralen und oberen Bereich der Salzgehaltssprungschicht bei Temperaturen unter 0.8 °C im April bzw. 1.9 °C im Juli, sowie im Bodenwasser mit Sauerstoffgehalten unter 1 ml/l wurden zu beiden Terminen nur wenige Eier vorgefunden.

Im Juli 1988 und im Mai 1989 traten die höchsten mittleren Eikonkonzentrationen mit Werten von 0.93 bis 1.38 und von 1.21 bis 1.44 Eiern pro m^3 in 65 bis 75 bzw. in 60 und 65 m Tiefe auf (Abb. 21). In diesen Tiefenbereichen wurden im Juli 1988 je Fangstufe 26 bis 37 % und im Mai 1989 39 und 44 % der Eier gefangen. Im Bodenwasser, in dem die Sauerstoffkonzentration wie im April und Juli 1987 mit weniger als 1 ml/l sehr niedrig war, sind wiederum kaum Eier vorhanden gewesen.

Zu den Probennahmeterminen in den Jahren 1990 und 1991, bei denen der Sauerstoffgehalt im Bodenwasser zwischen 1.8 und 2.4 ml/l betrug, waren die Eier über einen weiteren Tiefenbereich verteilt als in den Vorjahren. Im Juni 1990 sowie im Mai und im Juli 1991 (Abb. 22a,b) wurden relative Häufigkeiten zwischen 18 und 30 % in den einzelnen Fangtiefen von 65 bis 75 m (Juni '90 und Mai '91) bzw. in 60 bis 70 m Tiefe (Juli '91) beobachtet. In diesen Tiefenbereichen variierte die mittlere Eikonkonzentration im Juni 1990

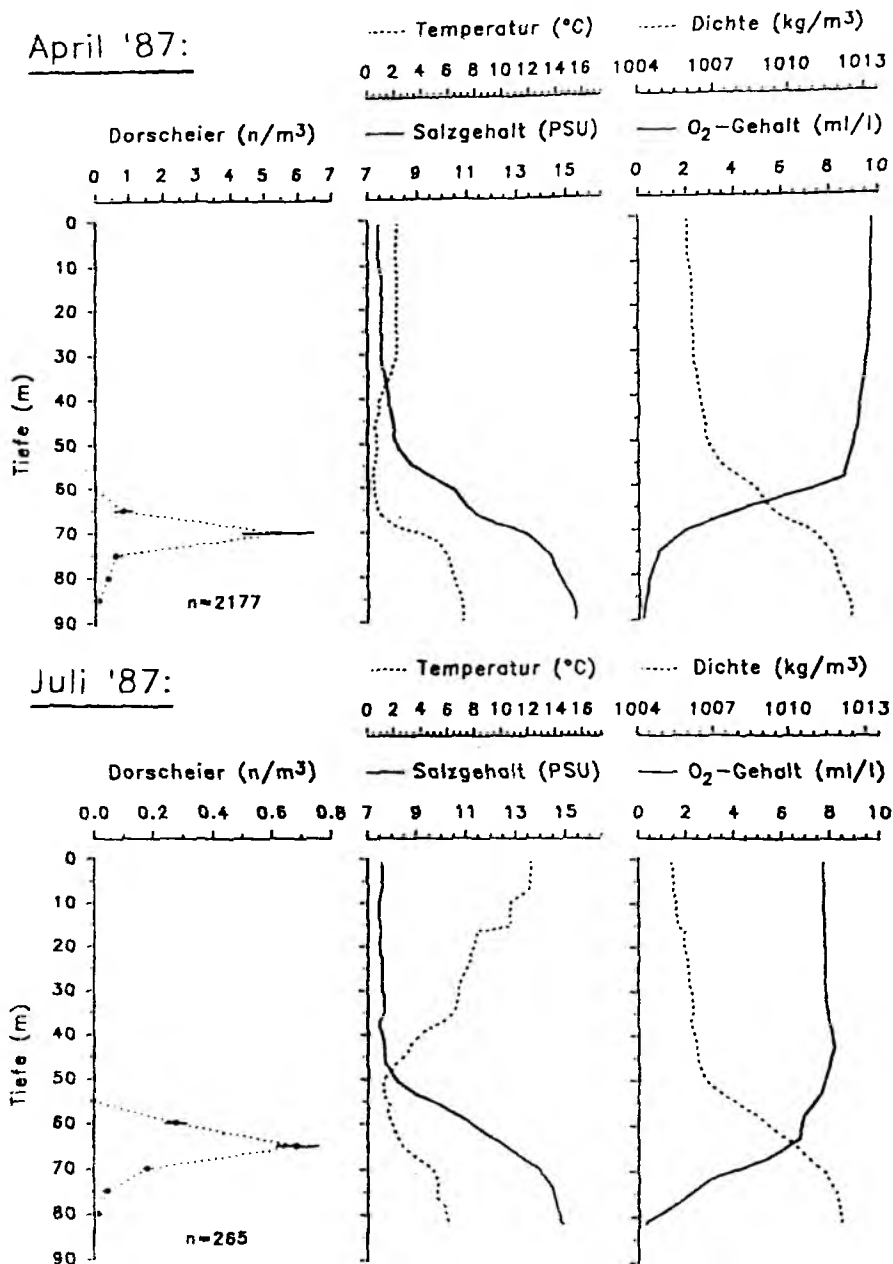


Abb. 20: Vertikalverteilung der Dorscheier im Vergleich zu den Vertikalprofilen der hydrographischen Parameter im April und im Juli 1987. Für die Konzentration an Dorscheiern sind Mittelwerte und Standardfehler angegeben; Anzahl Parallelproben pro Tiefenhorizont s. Tab. A2 (im Anhang), n: Anzahl insgesamt in den Proben vorhandener Dorscheier aller Stadien.

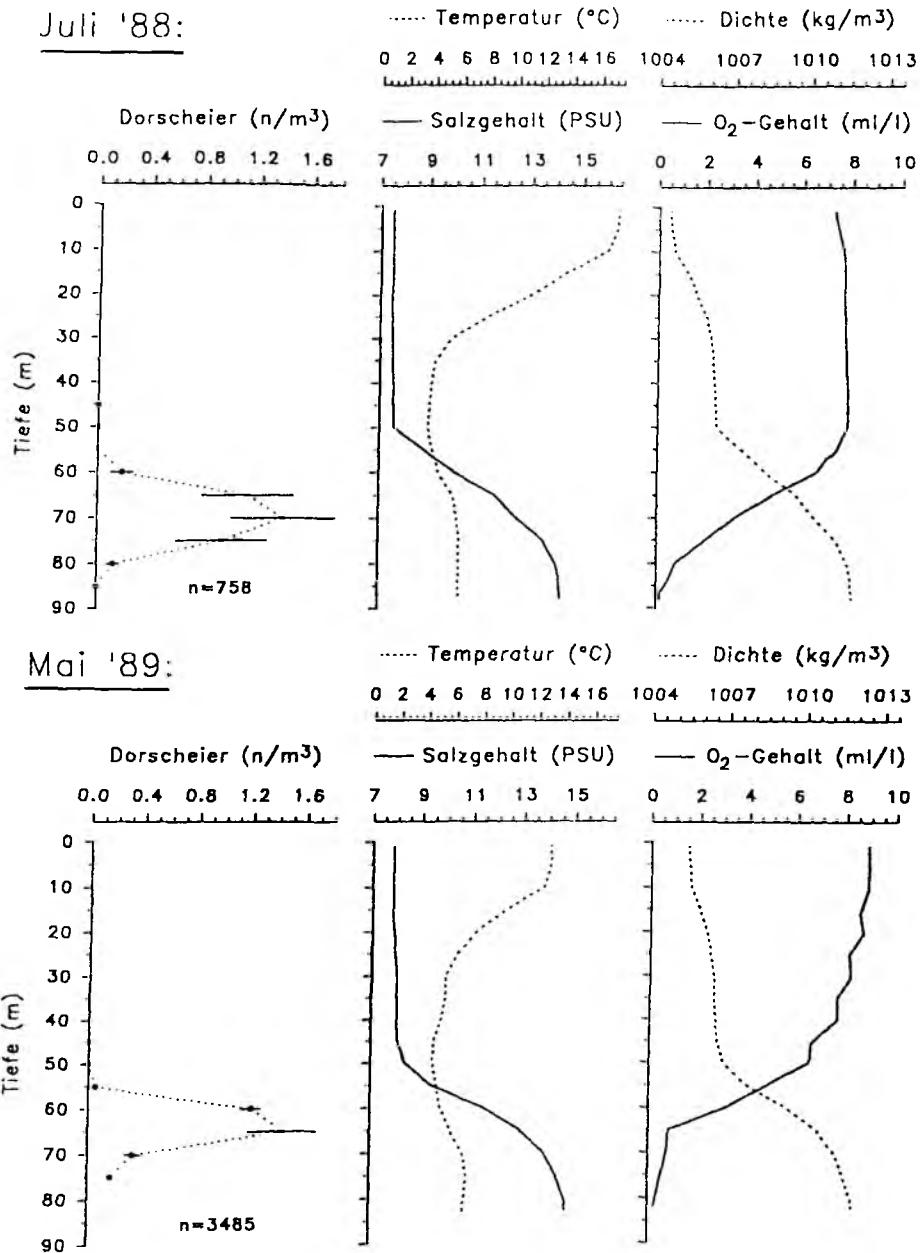


Abb. 21: Vertikalverteilung der Dorscheier im Vergleich zu den Vertikalprofilen der hydrographischen Parameter im Juli 1988 und im Mai 1989. Für die Konzentration an Dorscheiern sind Mittelwerte und Standardfehler angegeben; Anzahl Parallelproben pro Tiefenhorizont s. Tab. A2 (im Anhang), n: Anzahl insgesamt in den Proben vorhandener Dorscheier aller Stadien.

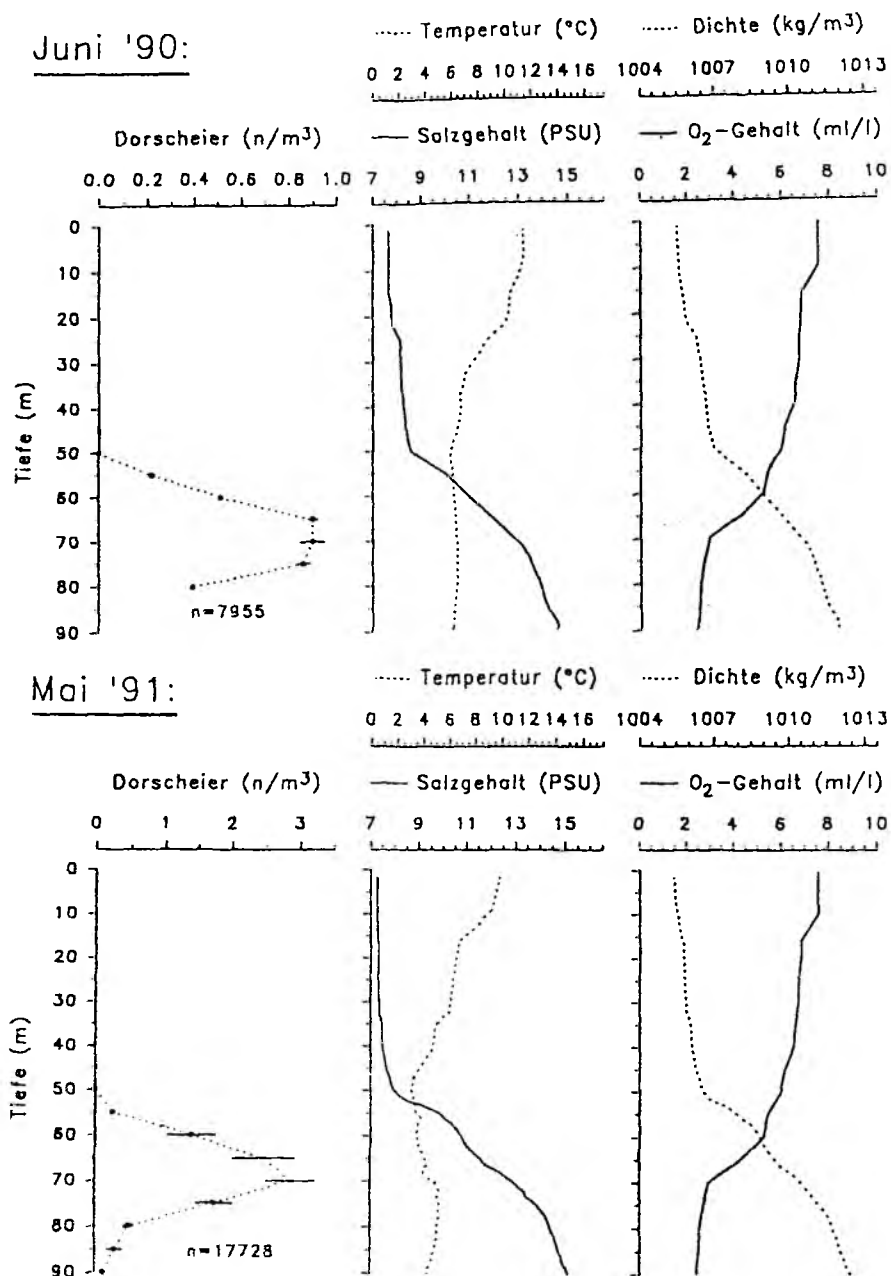


Abb. 22a: Vertikalverteilung der Dorscheier im Vergleich zu den Vertikalprofilen der hydrographischen Parameter im Juni 1990 und im Mai 1991. Für die Konzentration an Dorscheiern sind Mittelwerte und Standardfehler angegeben, Anzahl Parallelproben pro Tiefenhorizont s. Tab. A2 (im Anhang), n: Anzahl insgesamt in den Proben vorhandener Dorscheier aller Stadien.

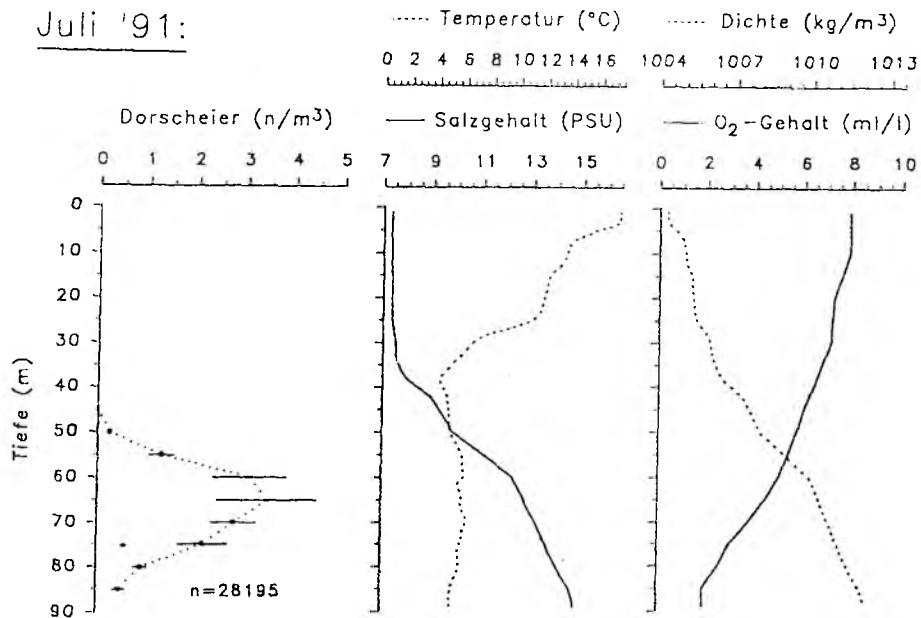


Abb. 22b: Vertikalverteilung der Dorscheier im Vergleich zu den Vertikalprofilen der hydrographischen Parameter im Juli 1991. Für die Konzentration an Dorscheiern sind Mittelwerte und Standardfehler angegeben, Anzahl Parallelproben pro Tiefenhorizont s. Tab. A2 (im Anhang), n: Anzahl insgesamt in den Proben vorhandener Dorscheier aller Stadien.

von 0.86 bis 0.90, im Mai 1991 von 1.73 bis 2.86 und im Juli 1991 von 2.14 bis 3.45 Eier pro m^3 .

1992 wurde bei einem ausgeprägten Anstieg des Salzgehaltes im Tiefenwasser und bei Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser von mehr als 2.4 ml/l eine noch etwas weiter ausgedehnte und über einen relativ weiten Tiefenbereich noch gleichmäßigere Vertikalverteilung der Eier als in den beiden Vorjahren vorgefunden. Im April und Mai 1992 traten relative Häufigkeiten von 18 bis 23 % in den einzelnen Fanghorizonten des Tiefenbereiches von 60 bis 75 m auf, wobei die entsprechenden mittleren Eikonzentrationen bei 0.26 bis 0.33 Eiern pro m^3 im April und bei 0.51 bis 0.61 Eiern pro m^3 im Mai lagen (Abb. 23).

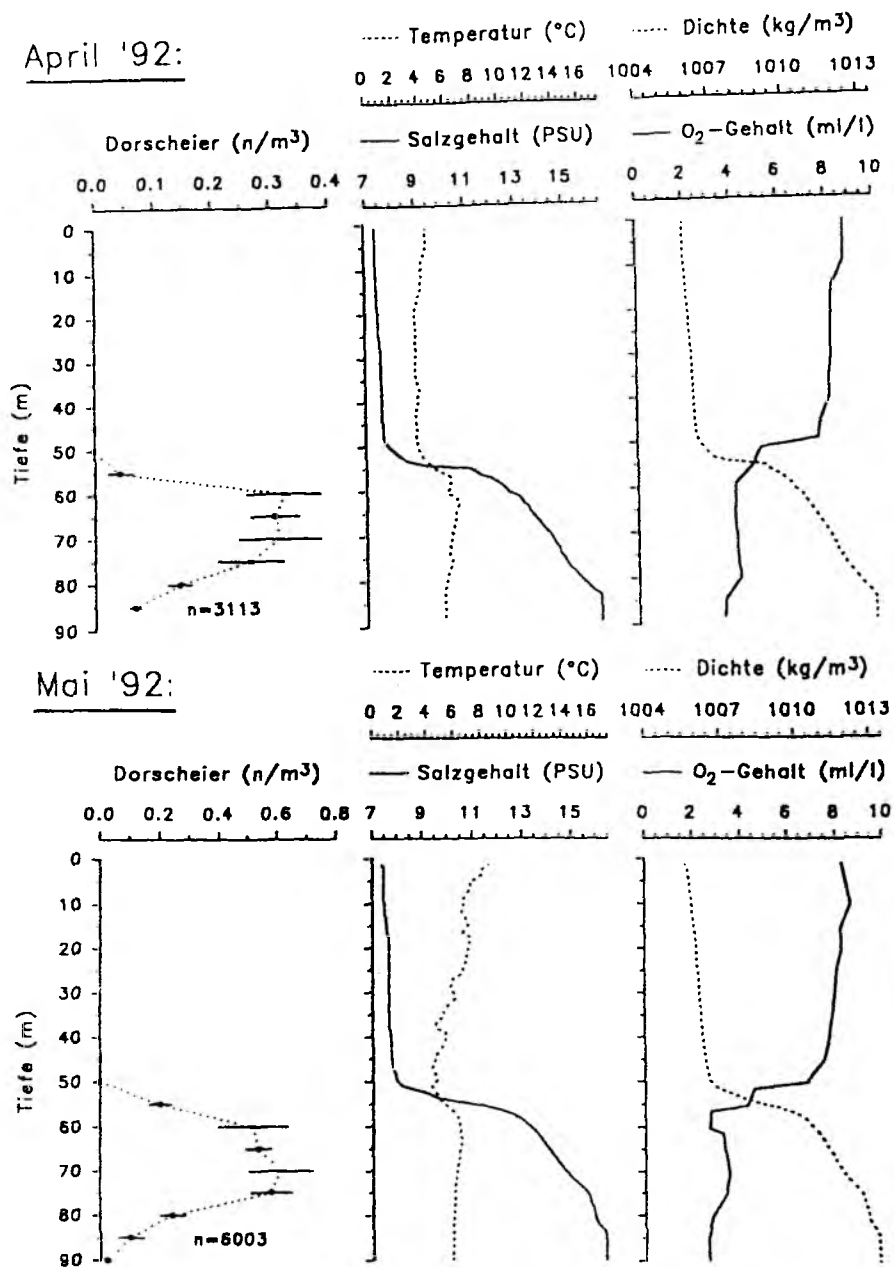


Abb. 23: Vertikalverteilung der Dorscheier im Vergleich zu den Vertikalprofilen der hydrographischen Parameter im April und im Mai 1992. Für die Konzentration an Dorscheiern sind Mittelwerte und Standardfehler angegeben, Anzahl Parallelproben pro Tiefenhorizont s. Tab. A2 im Anhang, n: Anzahl insgesamt in den Proben vorhandener Dorscheier aller Stadien.

Für das spezifische Gewicht der Eier ergibt sich über alle Probennahmetermine zusammengekommen eine Variationsbreite von 1007.9 bis 1013.4 kg/m³. Im Bereich der Vertikalverteilung der Eier, in dem die Dichte im wesentlichen vom Salzgehalt abhängt (Abb. A1, im Anhang), traten dabei mit Temperaturen von 0.43 bis 7.10 °C, Salzgehalten von 9.62 bis 16.51 PSU und Sauerstoffkonzentrationen von 7.7 bis 0.2 ml/l erhebliche Schwankungsbreiten in den hydrographischen Parametern zwischen den Jahren auf. In Abbildung 24 sind für die verschiedenen Probennahmetermine die relativen Anteile der in den einzelnen Tiefenhorizonten angetroffenen Eier in Abhängigkeit vom Salzgehalt dargestellt. Basierend auf der Temperatur im Zwischenwasser und der Sauerstoffkonzentration im Bodenwasser sowie unter Berücksichtigung des generellen Salzgehaltsregimes können vier Situationen unterschieden werden:

- kaltes Zwischenwasser und O₂-armes Bodenwasser (1987)
- warmes Zwischenwasser und O₂-armes Bodenwasser (1988, 1989)
- warmes Zwischenwasser und O₂-reiches Bodenwasser nach leichten Einstromlagen (1990, 1991)
- hoher Salzgehalt im gesamten Tiefenwasser und O₂-reiches Bodenwasser nach stärkeren Einstromlagen (1992).

Aus dem Vergleich der Verteilungen der Eier bei den verschiedenen hydrographischen Situationen ergeben sich Anhaltspunkte dafür, daß die Verteilung der Eier nicht ausschließlich von der Dichte des Wasser bestimmt wird. Bei den Verteilungen vom April und Juli 1987 deutete sich ein zusätzlicher Einfluß der niedrigen Temperatur im Zwischenwasser ($S < 11$ PSU) und der niedrigen Sauerstoffkonzentration im Bodenwasser ($S > 14$ PSU) an, da sich die Eier zwischen diesen beiden Bereichen in einem sehr engen Ausschnitt der Wassersäule konzentrierten. Im Juli 1988 und im Mai 1989 ist die Verteilung der Eier ebenfalls zum sauerstoffarmen Bodenwasser hin begrenzt. Im Juni 1990 sowie im Mai und Juli 1991 folgt die Verteilung der Eier dem Salzgehalt in Form einer flachen Parabel und erstreckt sich auf Salzgehalte von 9.80 bis 15.04 PSU. Bei den Verteilungen vom April und Mai 1992 verschiebt sich dieser Bereich unter dem Einfluß des ausgeprägten Einstroms an salzreichem Tiefenwasser auf Salzgehalte von 11.24 bis 16.51 PSU.

Um den Einfluß einer veränderten Schwebfähigkeit der Eier durch Unterschiede im Umgebungssalzgehalt während der Reifung im Ovar und beim Abbläuen möglichst gering zu halten, wurden die einzelnen beobachteten Salzgehaltsprofile auf ein über alle Termine gemitteltes Niveau im Boden

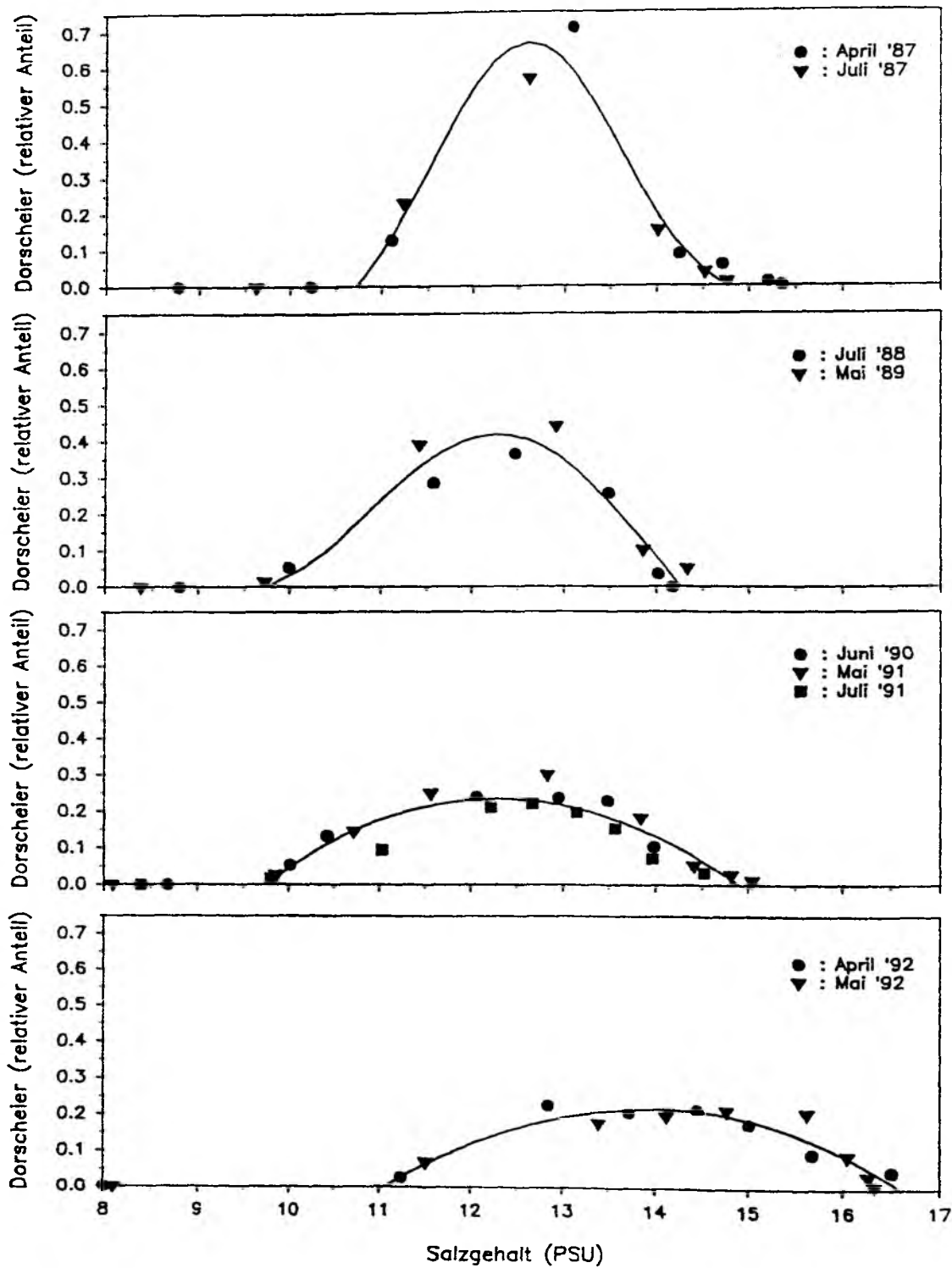


Abb. 24: Verteilung der Dorscheier in Abhängigkeit vom Salzgehalt.

wasser (15.33 PSU) normiert (s. Kap. 2.2.3.2). Diese Normierung führt zu einer Verschiebung der einzelnen Verteilungen in einen gemeinsamen Salzgehaltsbereich von ≈ 10 bis 15.5 PSU und bewirkt zudem eine leichte Abflachung des Kurvenverlaufes für die Probenserien aus den Jahren 1987 bis 1989 ($S_{\text{Boden}} < 15.33$ PSU), während die Verteilungen der Jahre 1990 bis 1992 ($S_{\text{Boden}} > 15.33$ PSU) etwas aufgewölbt werden (Abb. A2, im Anhang).

Die multiplen Regressionsanalysen zur Erfassung des zusätzlich möglichen Einflusses von Temperatur und Sauerstoffgehalt ergeben bereits für ein lineares Modell eine statistische Signifikanz beider Parameter. Die Einbeziehung quadratischer Terme einschließlich der entsprechenden Wechselwirkungen führt noch zu einer deutlichen Verbesserung der Vorhersagegenauigkeit für den relativen Anteil an Dorscheiern je Tiefenstufe (r_A) bei gegebener Kombination aus Temperatur (T), standardisiertem Salzgehalt (S') und Sauerstoffkonzentration (O_2). Das vollständige Modell lautet:

$$\begin{aligned} \sqrt{r_A} = & -3.7996 + 0.9003 * S' - 0.6445 * O_2 \\ & - 0.0420 * S'^2 + 0.0143 * O_2^2 - 0.0026 * T^2 \\ & + 0.0413 * S' * O_2^2, \end{aligned}$$

$$r^2 = 0.8260, r^2_{\text{adj.}} = 0.8066, p < 0.0001.$$

Auf der Basis dieses Modells erhaltene relative Eihäufigkeiten gehen als Gewichtungen in die Berechnung der für die Eientwicklung relevanten Umgebungstemperaturen ein (s. Kap. 2.2.3.2). Im Vergleich zu Werten aus direkten Beobachtungen der Eiverteilung liegen die über das Modell ermittelten Entwicklungstemperaturen maximal um 0.33°C (Juli '87, übrige Termine: -0.19 bis $+0.03^\circ\text{C}$) und im Mittel um 0.02°C höher.

3.3.3 Tiefeneinstellung der verschiedenen Entwicklungsstadien

Im Verlauf der Entwicklung kann sich die Tiefeneinstellung der Eier verändern, womit die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien bei den mitunter hohen vertikalen Temperaturgradienten sehr unterschiedlichen Umgebungstemperaturen ausgesetzt wären.

In der Abbildung 25 ist die mittlere zentrale Tiefe (Z_{CM} , CM: "center of mass") der verschiedenen Eistadien in Abhängigkeit vom Alter für die einzelnen

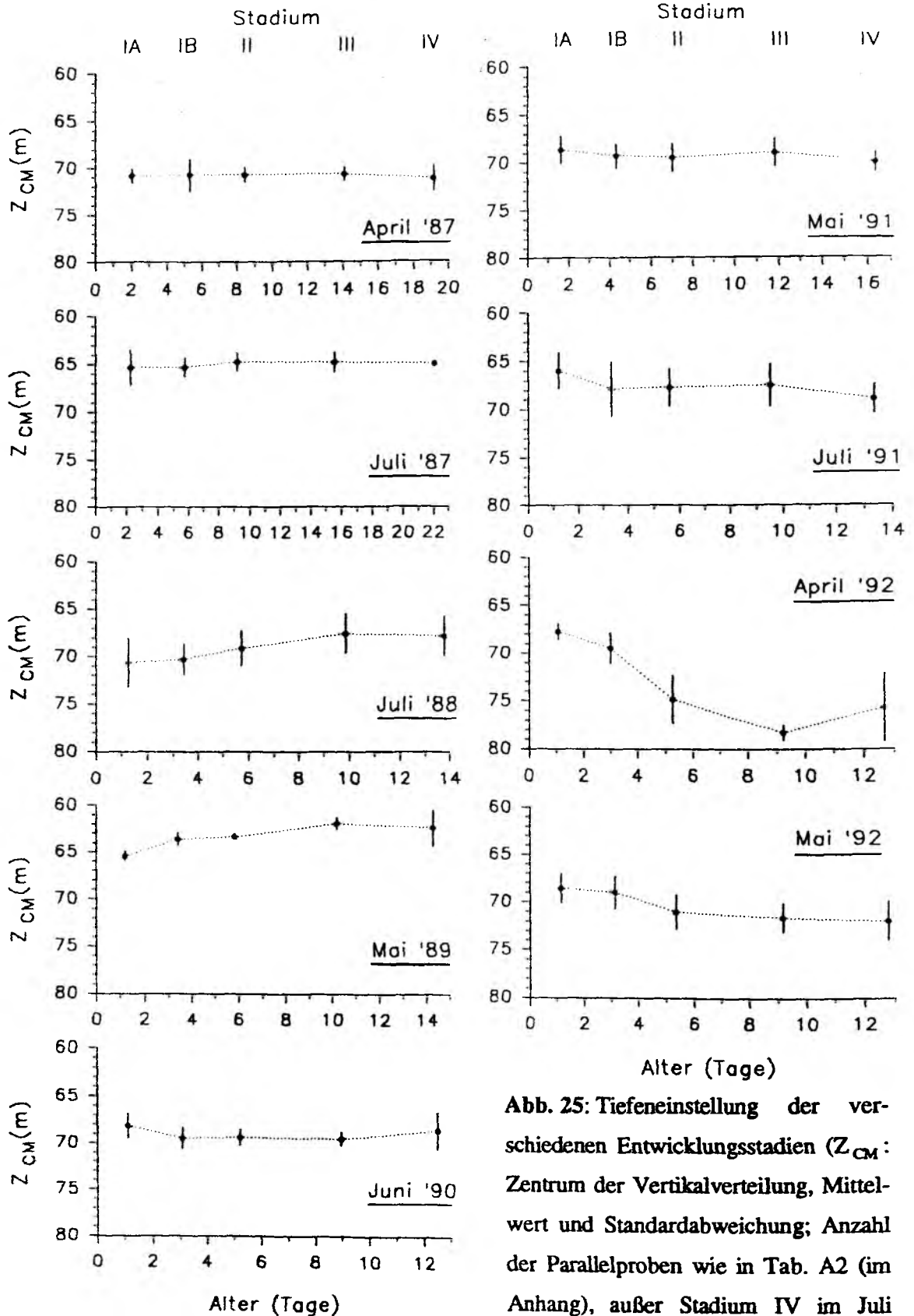


Abb. 25: Tiefeneinstellung der verschiedenen Entwicklungsstadien (Z_{CM} : Zentrum der Vertikalverteilung, Mittelwert und Standardabweichung; Anzahl der Parallelproben wie in Tab. A2 (im Anhang), außer Stadium IV im Juli 1987 ($n=4$) und im Juli 1988 ($n=3$)).

Termine der vertikalauflösenden Probennahme dargestellt. Für Juli 1988 und Mai 1989 deutet sich ein leichter Trend zu einer Abnahme der zentralen Tiefe im Verlauf der Eientwicklung an, während im Mai und Juli 1991 sowie im April und Mai 1992 die älteren Stadien tiefer als die jüngeren auftraten. Eine statistisch signifikante Änderung der Tiefeneinstellung der Stadien liegt aber nur bei den im Mai 1989, im April 1992 und im Mai 1992 angetroffenen Situationen vor (H-Test von Kruskal und Wallis, $\alpha = 0.05$). Im Mai 1989 betrug die mittlere zentrale Tiefe für das Stadium IA 65.4 m und für die Stadien IB bis IV zwischen 61.9 und 62.4 m. Mit dieser Änderung der Tiefeneinstellung ist ein Unterschied in der Umgebungstemperatur zwischen dem Stadium IA und den Stadien IB bis IV von 0.19 bis 0.49 °C verbunden. Im April 1992 ist für die Stadien IA bis III eine sukzessive Zunahme der zentralen Tiefe von 67.8 auf 78.3 m zu verzeichnen. Für das Stadium IV betrug die mittlere zentrale Tiefe 75.7 m. Hinsichtlich der Umgebungstemperatur führt die Änderung der Tiefeneinstellung zu Unterschieden von 0.32 °C zwischen den Stadien IA und III sowie 0.31 °C zwischen den Stadien IA und IV. Im Mai 1992 steigt die zentrale Tiefe im Verlauf der Eientwicklung von 68.6 m im Stadium IA auf 72.0 m im Stadium IV an, wobei die Umgebungstemperatur aber mit 6.17 bzw. 6.18 °C nahezu gleich bleibt.

3.3.4 Horizontalverteilung und Umgebungstemperatur der Eier

Die Abbildungen 26 bis 30 zeigen die Horizontalverteilung von Dorscheiern aller Entwicklungsstadien zusammengefasst zu den einzelnen Terminen der Planktonaufnahmen. In der Regel konzentrierten sich die Eier im zentralen Bereich des Untersuchungsgebietes östlich von Christiansö. Die höchste Abundanz an Eiern wurde stets bei Wassertiefen von mehr als 80 m angetroffen. In dem Gebiet zwischen der 80 und der 70 m - Tiefenlinie waren an verschiedenen Stationen relativ hohe Häufigkeiten an Eiern im April, Juli, August und September 1987 (Abb. 26), im Mai und Juni 1988 (Abb. 27), im April und Mai 1989 (Abb. 28 oben) sowie im Juli 1992 (Abb. 30) zu verzeichnen. An den der Stolper Rinne naheliegenden Stationen wurden nennenswerte Mengen an Eiern noch zu verschiedenen Terminen in den Jahren 1987 bis 1989 vorgefunden (Abb. 26, Abb. 27, Abb. 28 oben). Dies war in den nachfolgenden Jahren unter dem Einfluß der veränderten hydrographischen Bedingungen, d.h. der Verdrängung des sauerstoffarmen Bodenwassers aus dem zentralen in den östlichen Teil des Bornholmbeckens (s. Kap. 3.2.2), nicht mehr der Fall (Abb. 28 unten, Abb. 29, Abb. 30). Bei Wassertiefen von weniger als 65 m waren selbst bei den höheren Salzgehalten des Tiefenwassers im Jahre 1992 keine Dorscheier vorhanden.

Der Verlauf der mittleren Umgebungstemperatur der Dorscheier in der Laichsaison ist für die einzelnen Jahre in Abbildung 31 dargestellt. 1987 betrug die mittlere Umgebungstemperatur der Dorscheier im März bei relativ warmem Tiefenwasser (s. Kap. 3.2.1) 4.8 °C. In den nachfolgenden Monaten wurde, bedingt durch vertikale Austauschvorgänge mit dem sehr kalten Zwischenwasser, ein Temperaturrückgang auf 3.4 °C im Juli beobachtet, während am Ende der Laichzeit wieder höhere Temperaturen im Tiefenwasser einen größeren Einfluß gewannen und zu einem Anstieg der Umgebungstemperatur auf 4.3 °C im September führten. Ein recht ähnlicher Temperaturverlauf mit jedoch generell um 1.5 bis 2 °C trat auch 1991 auf. Die hier angezeigte Erhöhung der Temperatur zum Ende der Laichzeit war 1988 als Folge eines Warmwassereinschubes im Zwischenwasser (s. Kap. 3.2.1) noch stärker ausgeprägt und führte im September zu dem höchsten beobachteten Wert von 8.6 °C. In den übrigen Jahren traten dagegen keine gravierenden Änderungen in der Entwicklungstemperatur der Eier im Beobachtungszeitraum auf.

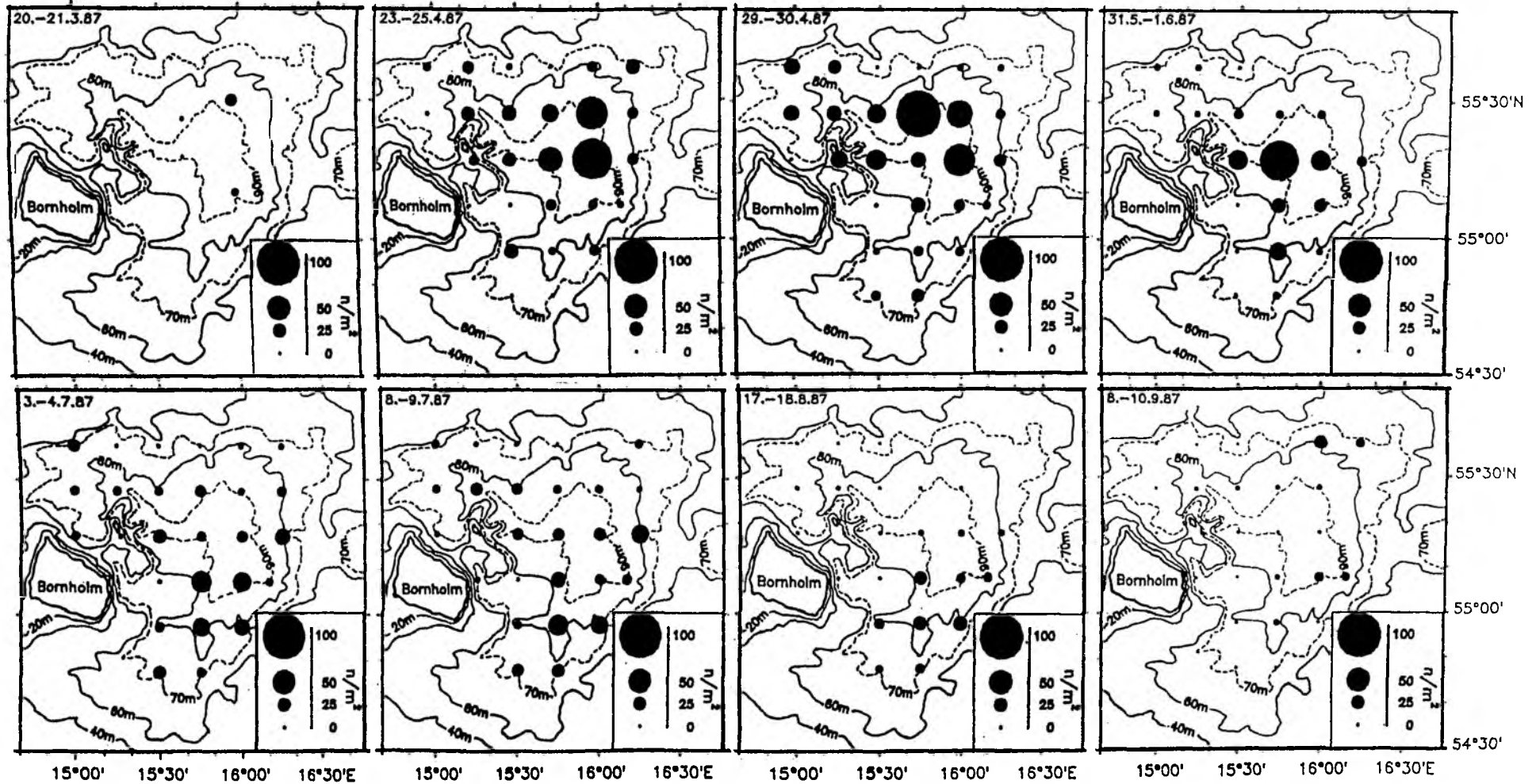


Abb. 26: Horizontalverteilung der Dorscheier 1987.

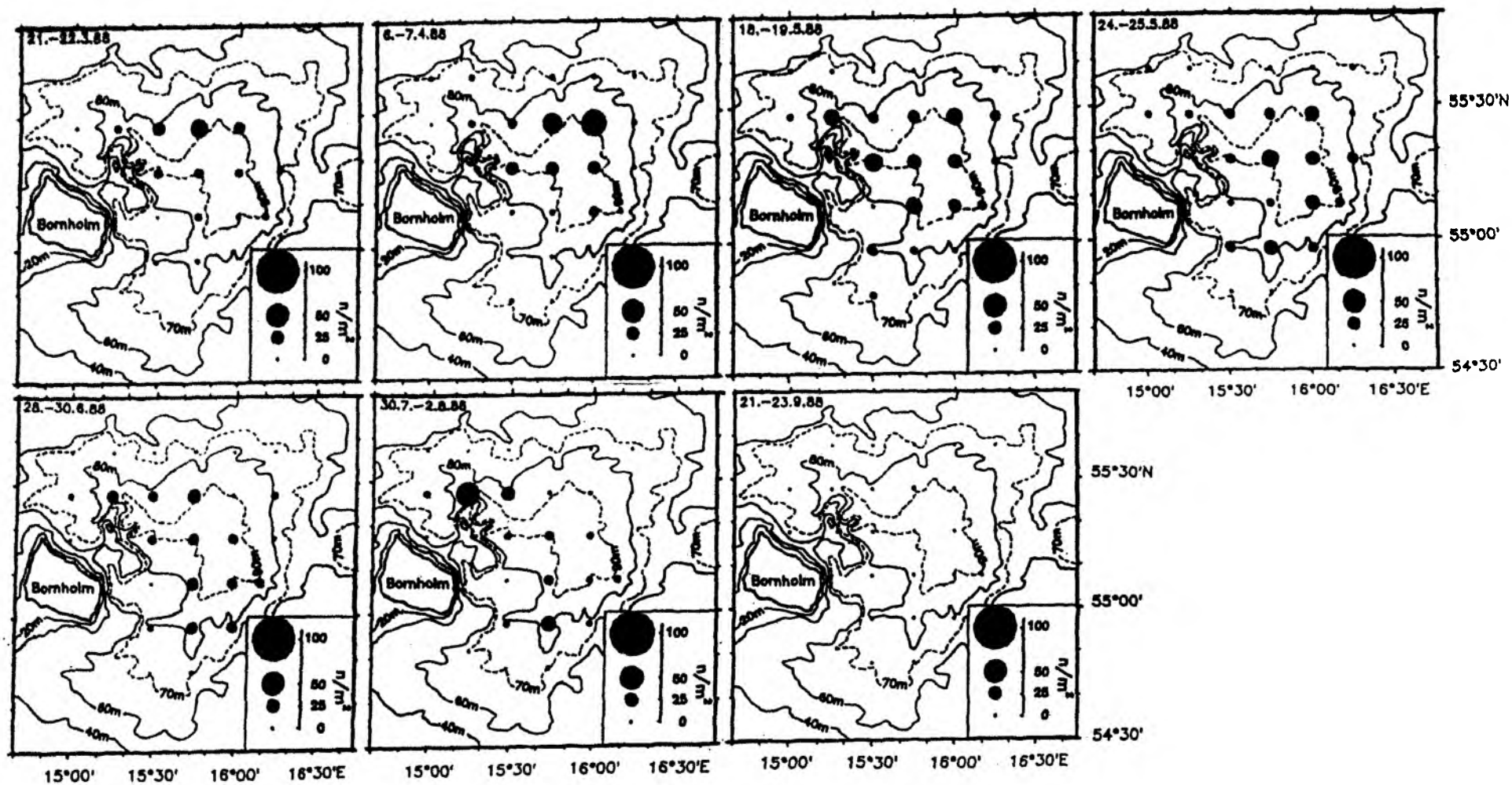


Abb. 27: Horizontalverteilung der Dorscheier 1988.

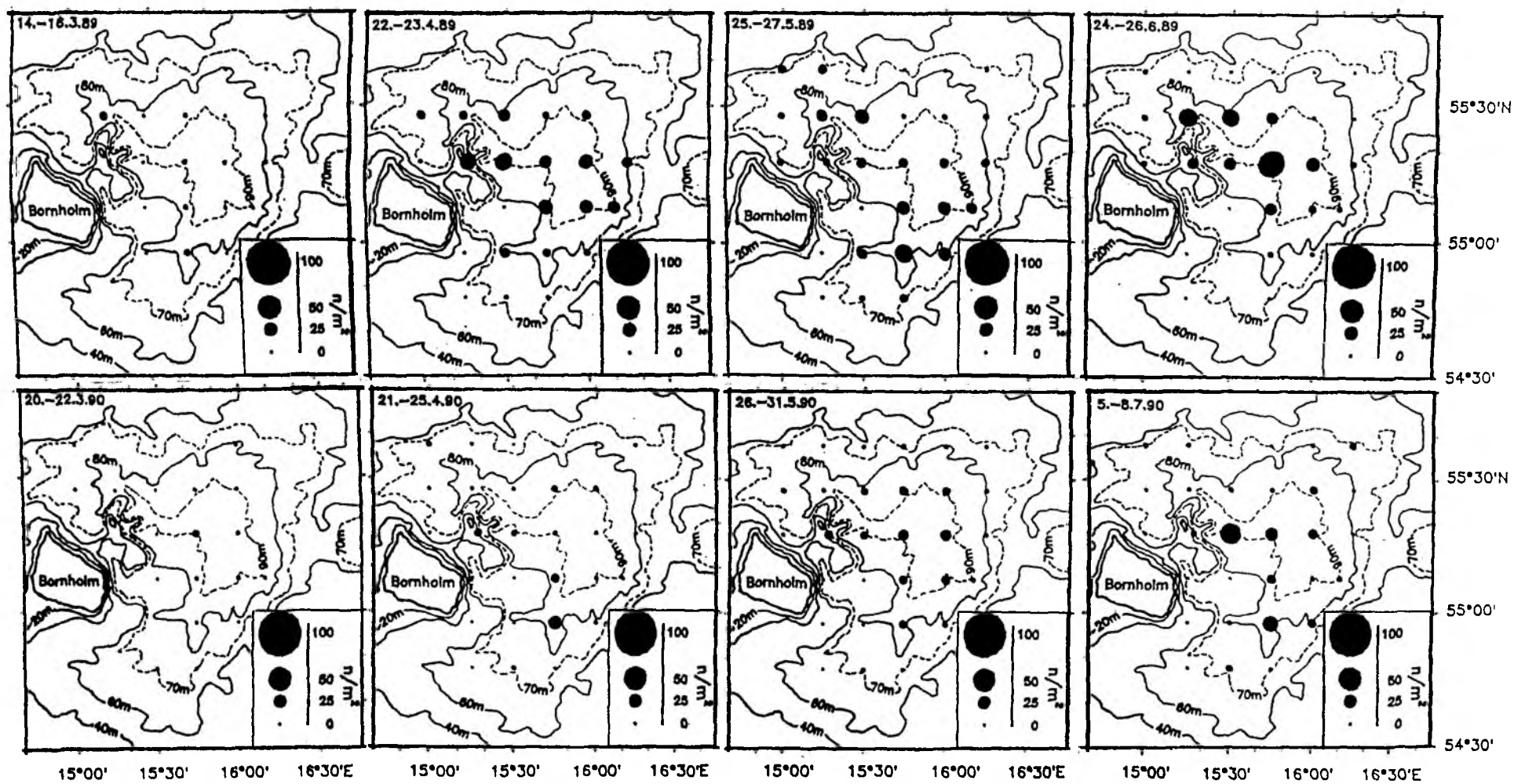


Abb. 28: Horizontalverteilung der Dorscheier 1989 und 1990.

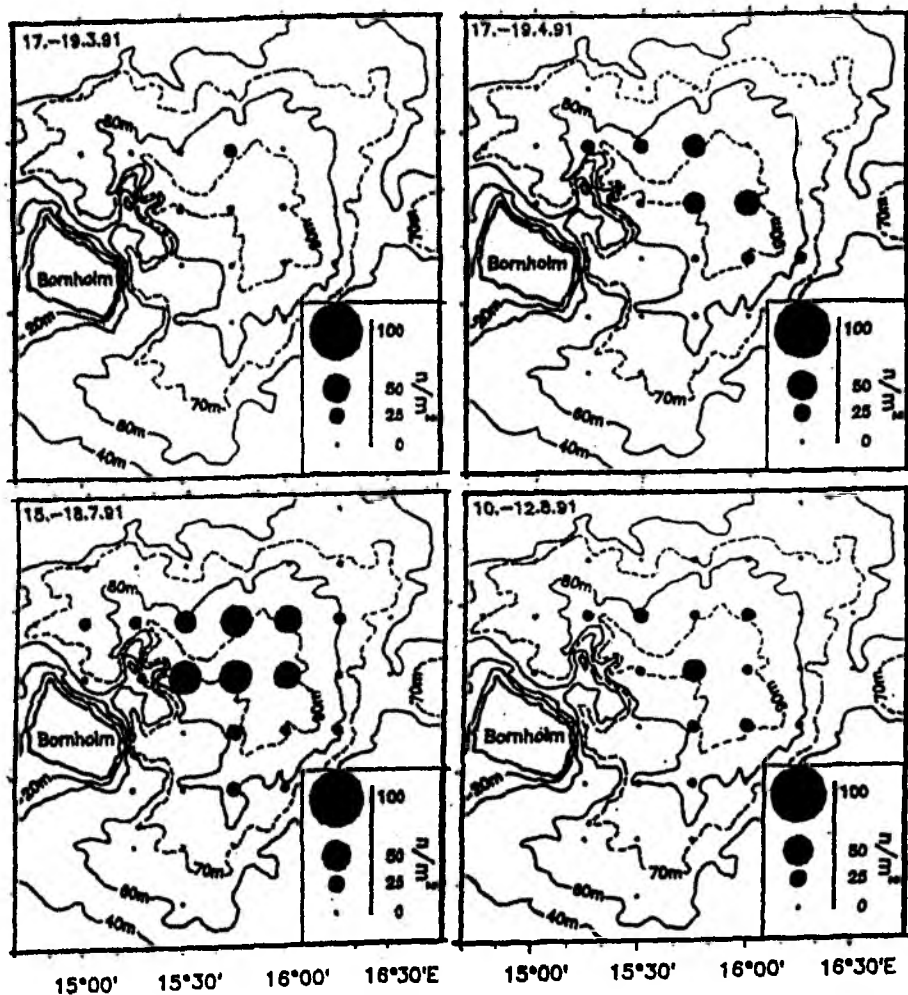
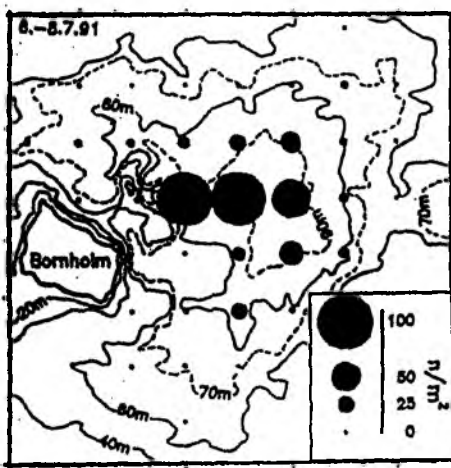
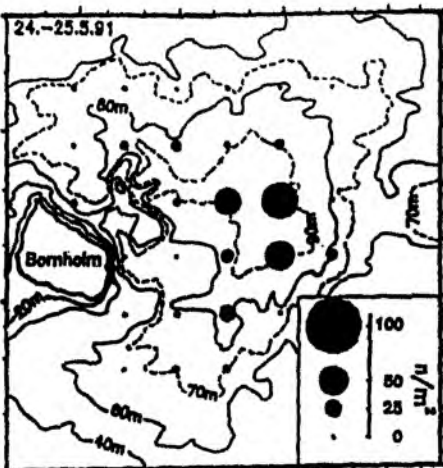


Abb. 29: Horizontalverteilung der Dorscheier 1991.

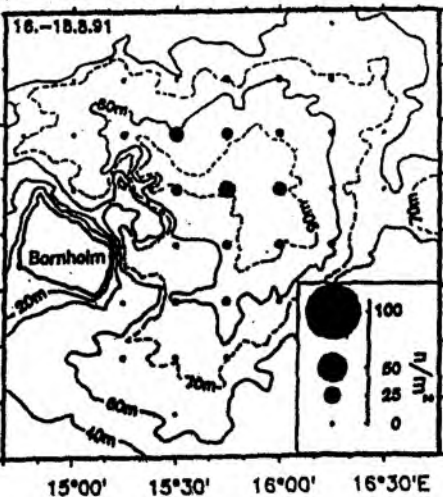


55°30'N

55°00'

54°30'

15°00' 15°30' 16°00' 16°30'E



55°30'N

55°00'

54°30'

15°00' 15°30' 16°00' 16°30'E

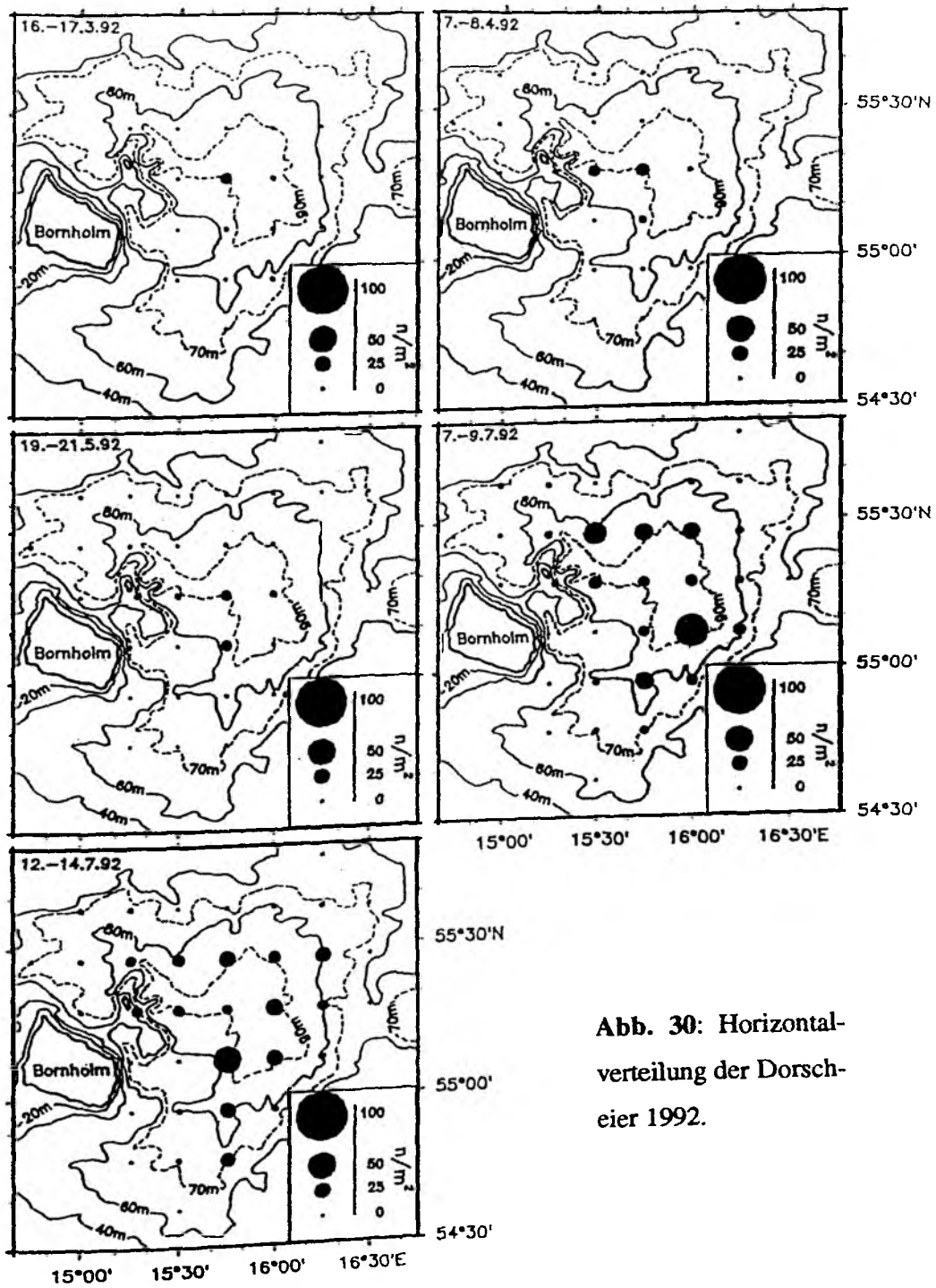


Abb. 30: Horizontal-
verteilung der Dorsch-
eier 1992.

Im Jahresvergleich stiegen die Umgebungstemperaturen in den zentralen Monaten April bis Juli von 1987 mit besonders niedrigen Werten (3.4 °C) bis 1990 mit Werten von etwa 6.5 °C kontinuierlich an. In den beiden folgenden Jahren trat dann ein Wechsel zwischen relativ niedrigen (1991: 4.7-5.6 °C) und relativ hohen Temperaturen (1992: 6.2-6.4 °C) auf. Die an der Abundanz der Eier in den einzelnen Monaten gewichteten jährlichen Mittelwerte der Entwicklungstemperatur betragen 3.6 °C (1987), 5.6 °C (1988), 6.2 °C (1989), 6.5 °C (1990), 5.5 °C (1991) und 6.2 °C (1992).

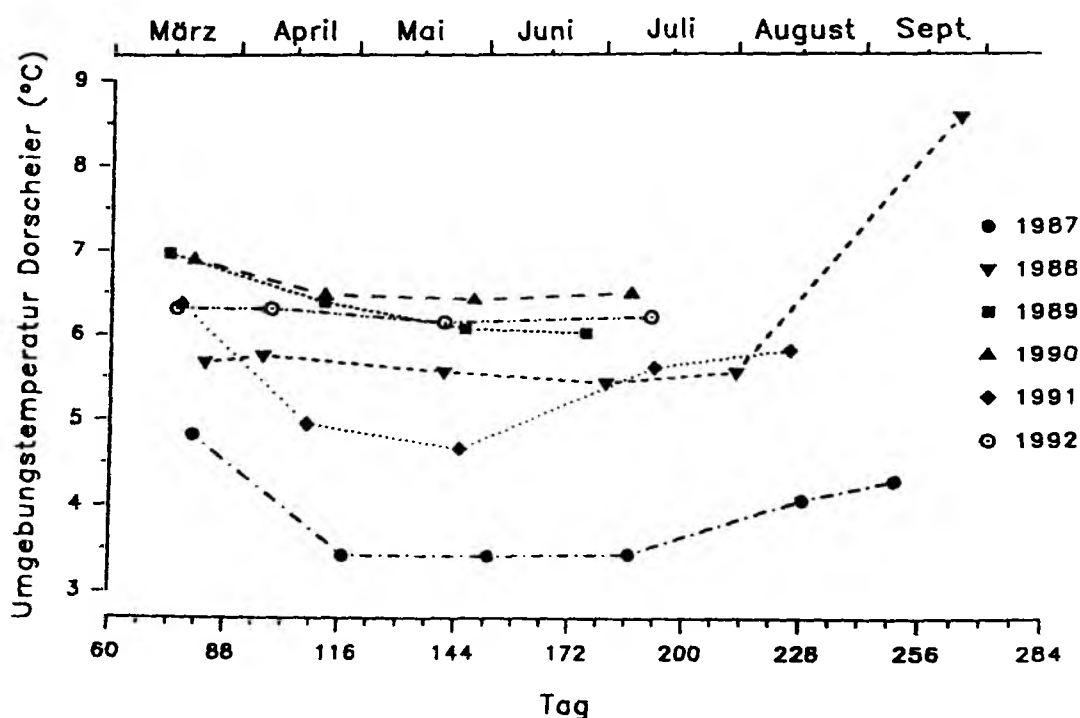


Abb. 31: Umgebungstemperatur der Dorscheier zu den einzelnen Terminen der Probennahme innerhalb der Laichsaison für die Jahre 1987 bis 1992.

3.3.5 Häufigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien

Abbildung 32 zeigt die Tagesproduktion der Eistadien IA bis IV im Jahresverlauf für die Beobachtungsjahre. Generell ergeben sich dabei gute Übereinstimmungen zwischen den Einzelwerten und den angepaßten Verteilungsmodellen, die jeweils 82 bis 99 % der Streuung erklären (Tab. 3). Die Regressionskoeffizienten der quadratischen Anpassung sind in allen Fällen signifikant ($\alpha = 0.01$, einseitige Fragestellung). Auffällig sind allerdings die relativ großen Abweichungen zwischen dem Verlauf der Produktionskurven für die verschiedenen Eistadien und den Ende Mai / Anfang Juni 1987 beobachteten Einzelwerten. Eine mögliche Verdriftung der Eier aus dem Zentrum in die Randbereiche des Untersuchungsgebietes, die im Verlauf dieser Aufnahme nicht repräsentativ befischt wurden (Abb. 26), läßt sich als Ursache nicht ausschließen, erscheint aber wenig wahrscheinlich, da die Abweichungen bereits bei den frühen Stadien auftreten. 1988 wurden Anfang April und Ende Mai nahezu gleich hohe Werte der Tagesproduktion des Stadiums IA beobachtet. Auf Grund der deutlichen Zunahme der Häufigkeit des Stadiums IB im gleichen Zeitraum lag das Maximum der Laichaktivität aber vermutlich zwischen beiden Probennahmeterminen, wie es die Verteilungsanpassung für das Stadium IA auch andeutet. Für 1992 erlaubt das Modell keine sinnvollen Abschätzungen der Saisonproduktion, da der Beobachtungszeitraum mit dem Auftreten der bis dahin höchsten Häufigkeit der Eier endet.

An Hand der Produktionskurven für das Stadium IA werden jährliche Unterschiede im Zeitpunkt des Auftretens maximaler Laichintensität deutlich (Abb. 32). Für die Jahre 1987 bis 1989 liegt das Maximum der Produktionskurven im Mai. In den Jahren 1990 und 1991 wurden im Frühjahr relativ geringe Häufigkeiten der Eier beobachtet, so daß sich für beide Jahre eine Verschiebung der maximalen Laichaktivität auf Mitte Juni ergibt. 1992 war die Laichintensität im Frühjahr wesentlich niedriger als in den Vorjahren. Nach dem ersten Auftreten hoher Tagesproduktionen Anfang Juli 1992 liegen keine weiteren Beobachtungen vor. Der Kurvenverlauf läßt jedoch eine weitere Verlagerung der Hauptlaichzeit bis in die späten Sommermonate vermuten.

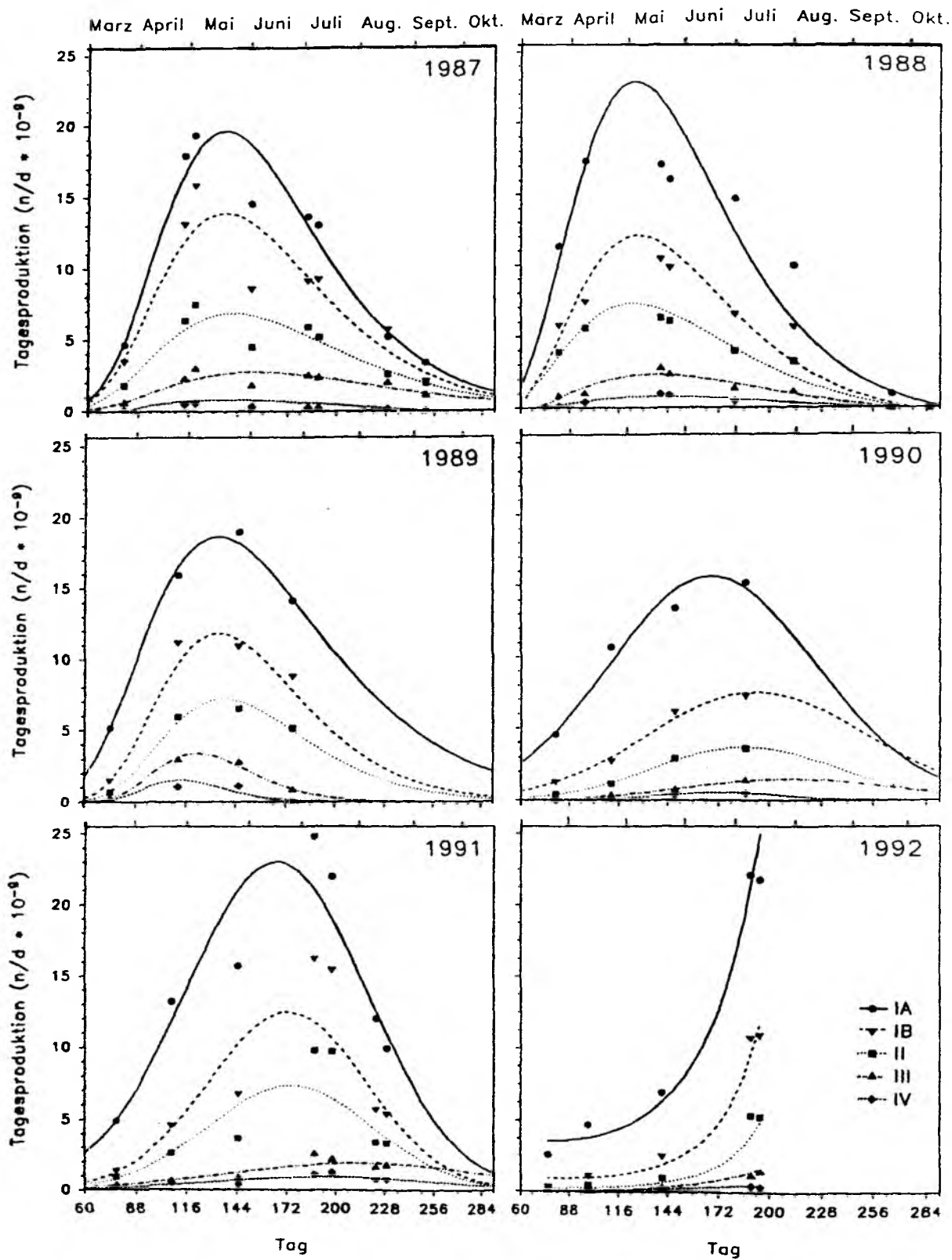


Abb. 32: Tagesproduktion der einzelnen Entwicklungsstadien im Jahresgang für den Zeitraum 1987 bis 1992 (Bestimmtheitsmaße der Verteilungsanpassung s. Tab. 3).

Tab. 3: Bestimmtheitsmaße für die quadratischen Regressionen zur Schätzung der Produktion der einzelnen Eistadien im Zeitraum 1. Febr. bis 31. Okt. in den Jahren 1987 bis 1992.

Jahr	Stadium				
	IA	IB	II	III	IV
1987	0.97	0.88	0.89	0.82	0.86
1988	0.96	0.92	0.95	0.94	0.90
1989	0.99	0.99	0.99	0.99	0.90
1990	0.98	0.99	0.99	0.99	0.99
1991	0.91	0.89	0.85	0.90	0.84
1992	0.97	0.99	0.96	0.99	0.99

3.3.6 Sterblichkeit der Eier

In der Abbildung 33 sind die Überlebenskurven der Dorscheier wiedergegeben, die aus den Werten der Saisonproduktion für die einzelnen Stadien resultieren. Dabei werden die Ergebnisse aus zwei Berechnungsansätzen für die Saisonproduktion vergleichend dargestellt:

- a) aus den angepaßten Produktionskurven durch Integration über den Zeitraum 1. Februar bis 31. Oktober,
- b) aus den einzelnen über die Zeit aufgetragenen Produktionswerten durch trapezoidale Integration über den Beobachtungszeitraum.

Die aus der Steigung der Regressionsgeraden bestimmten Sterblichkeitskoeffizienten sind für beide Verfahren in Tabelle 4 aufgelistet. Die Regressionskoeffizienten sind ohne Ausnahme signifikant ($\alpha = 0.01$, einseitige Fragestellung). Es zeigen sich keine auffälligen Abweichungen von einer konstanten Sterblichkeitsrate über die gesamte Entwicklungsdauer. Eine statistische Überprüfung der Linearität in der Beziehung zwischen der Häufigkeit an überlebenden Eiern und dem Alter kann für die einzelnen Jahre jedoch nicht durchgeführt werden, da die Anzahl der y - Werte die der x - Werte nicht übersteigt.

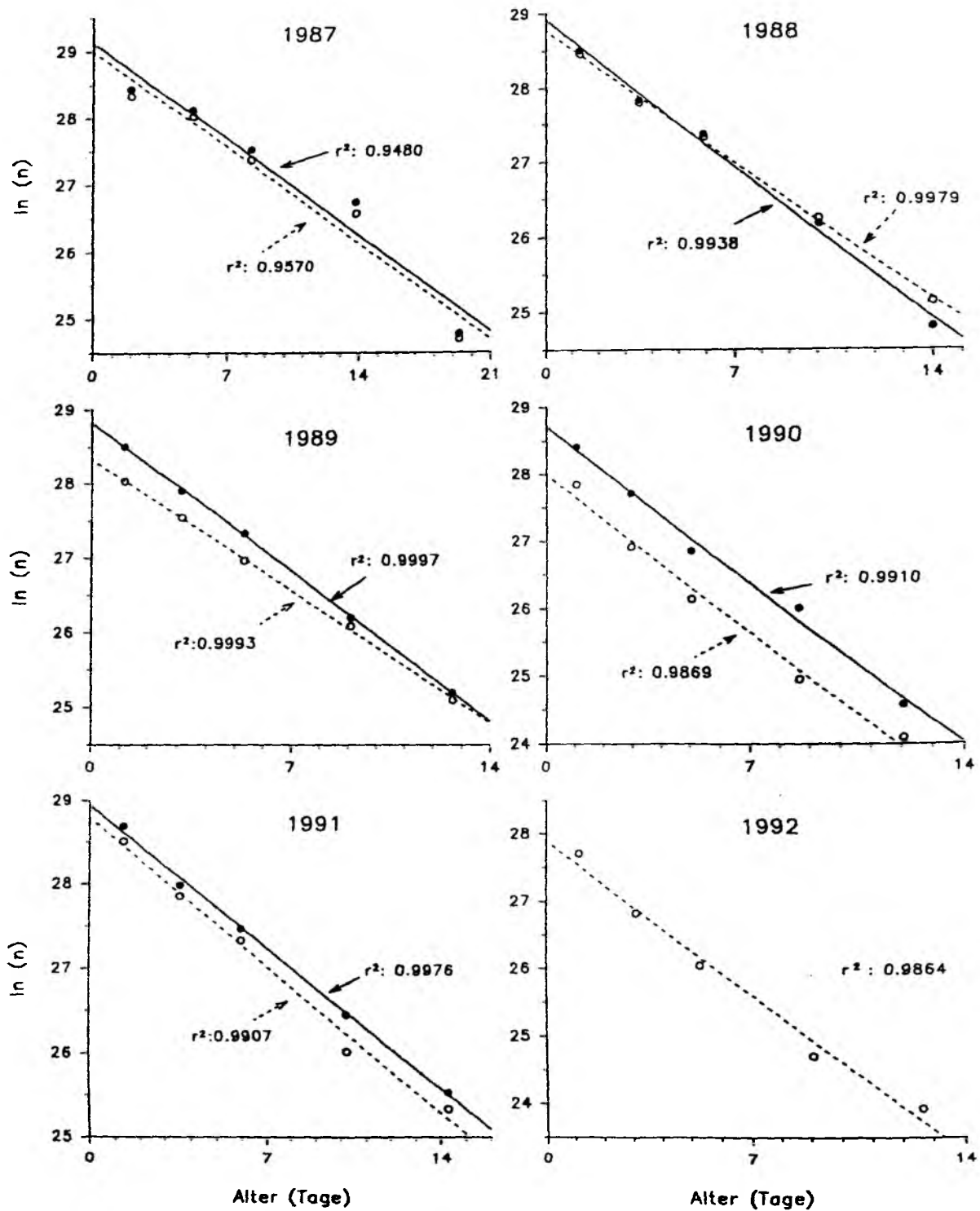


Abb. 33: Überlebenskurven der Dorscheier. n: Saisonproduktion der einzelnen Stadien berechnet aus den angepaßten Produktionskurven durch Integration über den Zeitraum 1. Febr. bis 31. Okt. (•, —) und mittels trapezoidaler Integration über den Beobachtungszeitraum (o, ---).

Die mittleren Z - Werte ($Z_{\text{Regr.}}$, Tab. 4) entsprechen prozentualen Sterblichkeitsraten von 18.5 % pro Tag (1987) bis 28.5 % pro Tag (1990). Unter Berücksichtigung der jeweiligen Umgebungstemperatur der Eier in den einzelnen Jahren ergeben sich sehr unterschiedliche Werte für die Entwicklungsdauer der Eier (1987: 21.06 Tage, 1990: 13.18 Tage; s. Kap. 3.1.1). Die auffälligen jährlichen Unterschiede in den Entwicklungszeiten und den Sterblichkeitskoeffizienten bewirken zusammen nur eine geringe Variation in den Gesamtsterblichkeiten bis zum Schlupf. Sie betragen für die gesamte Laichsaison zwischen 97.6 % (1991) und 98.8 % (1990) sowie für den eigentlichen Beobachtungszeitraum zwischen 96.9 % (1989) und 98.9 % (1992). Bezüglich der beiden Verfahren zur Bestimmung der Eiproduktion ergeben sich nur für die Jahre 1988 und 1989 nennenswerte Unterschiede, wobei die Abschätzung der Gesamtsterblichkeit nach der Modellanpassung um 0.7 bzw. 1.4 % höher liegt als der direkt berechnete Wert.

Tab. 4: Exponentielle Koeffizienten der Sterblichkeit, Z (d^{-1}), für aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien sowie im Mittel über alle Stadien, $Z_{\text{Regr.}}$ (d^{-1}), aus den Überlebenskurven (Abb. 33) und Gesamtsterblichkeiten bis zum Schlupf, $S_{\text{ges.}}$ (%), für den Zeitraum 1987 bis 1992; a): auf der Basis der angepaßten Produktionskurven und Integration über den Zeitraum 1. Febr.- 31. Okt., b): aus einzelnen über die Zeit aufgetragenen Produktionwerten und trapezoidale Integration über den jeweiligen Beobachtungszeitraum.

		1987	1988	1989	1990	1991	1992
a):	IA / IB	0.0995	0.3048	0.3092	0.3744	0.3118	-
	IB / II	0.1956	0.1937	0.2606	0.4068	0.2144	-
	II / III	0.1395	0.2899	0.3020	0.2325	0.2405	-
	III / IV	0.3592	0.3440	0.2769	0.4191	0.2277	-
	$Z_{\text{Regr.}}$	0.2053	0.2882	0.2871	0.3355	0.2403	-
	$S_{\text{ges.}}$	98.68	98.74	98.10	98.80	97.64	-
		21.3.- 8.9.	22.3.- 12.10.	15.3.- 25.6.	21.3.- 6.7.	18.3.- 17.8.	16.3.- 13.7.
b):	IA / IB	0.0979	0.2972	0.2457	0.4933	0.2872	0.4466
	IB / II	0.2090	0.1933	0.2671	0.3653	0.2170	0.3588
	II / III	0.1440	0.2638	0.2333	0.3302	0.3106	0.3540
	III / IV	0.3424	0.2769	0.2751	0.2498	0.1686	0.2172
	$Z_{\text{Regr.}}$	0.2049	0.2567	0.2530	0.3355	0.2504	0.3297
	$S_{\text{ges.}}$	98.66	98.02	96.95	98.80	97.98	98.94

Die Sterblichkeitskoeffizienten der verschiedenen Entwicklungsstadien mit und ohne Modellanpassung für die Eiproduktion weisen weder zwischen den Jahren noch zwischen den Stadien signifikante Unterschiede auf (Friedman-Test, $\alpha = 0.05$). Bei dem begrenzten Stichprobenumfang und der hohen Variabilität der Sterblichkeitskoeffizienten könnten sich allerdings nur sehr gravierende Unterschiede zwischen den Jahren oder den Stadien als statistisch signifikant erweisen. Demnach läßt sich das Vorliegen einer altersabhängigen Sterblichkeit, die sich in der Überlebenskurve für 1987 andeutet, hier nicht absichern.

Sterblichkeitskoeffizienten für einzelne Kohorten, die auf dem Vergleich der Häufigkeit zeitlich sich entsprechender Stadienpaare beruhen, sind für verschiedene Termine in Tabelle 5 zusammengefaßt. Für 1987 sind die Sterblichkeitswerte für die älteren Stadienpaare (III/IV) sowohl im April als auch im Juli deutlich höher als die Abschätzungen für die jüngeren Stadienpaare (IA/II, II/III). Einen umgekehrten Trend zeigen die Werte für den Juli 1992. Aus den gemittelten Sterblichkeitskoeffizienten ergeben sich Gesamtsterblichkeiten bis zum Schlupf zwischen 95.6 % (Mai 1988) und 99.6 % (Juli 1987). Für 1987 deutet sich dabei eine leichte Zunahme der Gesamtsterblichkeit zwischen der Aufnahme im April und derjenigen im Juli von 97.2 auf 99.6 % an. 1991 trat dagegen eine Abnahme der Gesamtsterblichkeit von 97.9 auf 95.1 % zwischen den Terminen im Juli und im August auf. Im Jahresvergleich der Sterblichkeit im Juli ergeben sich für 1991 und 1992 etwas niedrigere Werte als für 1987. Eine statistische Absicherung dieser Unterschiede ist wegen der geringen Anzahl an Beobachtungen jedoch nicht möglich.

Tab. 5: Exponentielle Koeffizienten der Sterblichkeit, Z (d^{-1}), und mittlere Gesamtsterblichkeiten bis zum Schlupf, $S_{ges.}$ (%), für verschiedene Kohorten an Dorscheiern in den Jahren 1987 und 1988 sowie 1991 und 1992.

Termin	Zeitdifferenz zwischen den Aufnahmen (d)	Stadien- paar	Alters- differenz (d)	Z
April '87	5.92	IA - IB	6.38	0.1478
		II - III	5.70	0.1281
		III - IV	5.53	0.2237
			\bar{Z} :	0.1665
			$S_{ges.}$:	97.24
Juli '87	4.90	IA - II	6.42	0.1972
		II - III	5.71	0.1876
		III - IV	5.58	0.3927
			\bar{Z} :	0.2592
			$S_{ges.}$:	99.62
Mai '88	5.66	IA - II	4.62	0.1818
		IB - III	6.54	0.2593
		II - III	4.16	0.1710
			\bar{Z} :	0.2040
			$S_{ges.}$:	95.60
Juli '91	9.79	IA - III	8.71	0.2483
		IB - IV	10.43	0.2613
			\bar{Z} :	0.2548
			$S_{ges.}$:	97.91
Aug. '91	5.92	IA - II	4.42	0.2184
		IB - III	6.29	0.1930
			\bar{Z} :	0.2057
			$S_{ges.}$:	95.13
Juli '92	5.04	IA - II	4.17	0.2819
		IB - III	5.96	0.3950
		II - III	3.78	0.2589
		III - IV	3.58	0.2112
			\bar{Z} :	0.2867
			$S_{ges.}$:	98.09

3.3.7 Saisonproduktion an Eiern und Jahrgangsstärke

Für den Zeitraum 1987 bis 1991 sind die aus den Überlebenskurven als Ordinatenabschnitt der Regression bestimmten Anzahlen an insgesamt in der Laichsaison abgelaichten Eiern in Tabelle 6 zusammengestellt. Nach einem stetigen Rückgang von 1987 bis 1990 zeigt sich für 1991 wieder eine leichte Zunahme der Eiproduktion. In den hier geschätzten Werten für die Laichproduktion sind keine vom Laicherbestand produzierten, aber möglicherweise als unbefruchtete Eier frühzeitig abgestorbene Eier enthalten. Die auf der Annahme einer konstanten Sterblichkeitsrate basierenden Werte liegen zwischen $4.44 \cdot 10^{12}$ (1987) und $2.96 \cdot 10^{12}$ (1990). Dabei weist der 95 % Vertrauensbereich aber auf eine besonders große Unsicherheit der Abschätzung für 1987 hin.

Tab. 6: Anzahl insgesamt in der Laichsaison abgelaichter Eier (N_0 , VB: Vertrauensbereich) und bis zum Schlupf überlebender Eier ($N_{\text{Schl.}}$) in den Jahren 1987 bis 1991 sowie Jahrgangsstärke zu Beginn des 4. Quartal des jeweiligen Jahres (AKL 0). Anzahl in der Altersklasse 0 nach Berechnungen der ICES "Working Group on Multispecies Assessment in the Baltic" für die zentrale Ostsee (Köster pers. Mittlg.).

Anzahl	1987	1988	1989	1990	1991
N_0 (10^{12})	4.44	3.65	3.30	2.96	3.70
95 % VB	17.59 - 1.12	5.83 - 2.28	3.63 - 3.00	5.23 - 1.68	4.75 - 2.89
$N_{\text{Schl.}}$ (10^{10})	5.88	4.61	6.28	3.56	8.74
AKL 0 (10^8)	2.26	1.88	0.80	0.82	2.17

Unter Berücksichtigung der mittleren Sterblichkeitskoeffizienten und der Dauer der Eiphasen bei den gegebenen Temperaturen überlebten in den Jahren 1987 bis 1991 zwischen $8.74 \cdot 10^{10}$ (1991) und $3.56 \cdot 10^{10}$ (1990) der ursprünglich abgelaichten Eier bis zum Schlupf (Tab. 6). Für 1992 sind aus methodischen Gründen (s. Kap. 3.3.5) keine vergleichbaren Aussagen möglich.

Die Jahrgangsstärken zu Beginn des 4. Quartals im jeweiligen Geburtsjahr betrugen in der zentralen Ostsee (ICES Untergebiete 25-32) nach Abschätzungen der ICES "Working Group on Multispecies Assessment in the Baltic" (Interner Report, Kopenhagen, 17.-26.8.93, Köster pers. Mittlg.)

zwischen $2.26 \cdot 10^8$ (1987) und $0.82 \cdot 10^8$ (1990) Individuen (Tab. 6). Dies entspricht 0.38 bzw. 0.23 % der bis zum Schlupf überlebenden und 0.005 bzw. 0.003 % der ursprünglich abgelaichten Eier. 1989 waren mit 0.13 % am wenigsten der bis zum Schlupf überlebenden Eier noch zu Beginn des 4. Quartals als Jungfische vorhanden. Auch wenn das Verhältnis zwischen der Anzahl überlebender Eier zum Zeitpunkt des Schlupfes und der Häufigkeit an Jungfischen nach der "Multispecies" VPA nur eine grobe Einschätzung erlaubt, weisen die niedrigen Werte auf eine beträchtliche Sterblichkeit der Larven hin.

3.3.8 Einfluß der Hydrographie auf den Entwicklungserfolg

Zur Beurteilung einer möglichen Beeinträchtigung der Rekrutierung des Ostseedorsches durch ungünstige hydrographische Bedingungen wird im folgenden die Laichschichtdicke im zentralen Bornholmbecken mit der Eisterblichkeit und der Jahrgangsstärke verglichen. Unter der Laichschichtdicke ist dabei die vertikale Ausdehnung des Wasserkörpers zu verstehen, in dem hinsichtlich der Temperatur (T), des Salzgehaltes (S) und der Sauerstoffkonzentration (O_2) Rahmenbedingungen herrschen, die für eine erfolgreiche Eientwicklung als erforderlich angesehen werden. Nach experimentellen Befunden wurden diese Anforderungen mit $T \geq 1.5^\circ\text{C}$ (Thompson & Riley 1981), $S \geq 11.0$ PSU (Westin & Nissling 1991) und $O_2 \geq 2.0$ ml/l (Kap. 3.1.2) definiert. Grundlage der Betrachtungen bildeten neben den eigenen hydrographischen Messungen (Station 20: $55^\circ 17.5'N$, $15^\circ 45.0'E$) der Jahre 1987 bis 1992 Daten des HELCOM Ostsee-Monitorings (Station BY5: $55^\circ 15'N$, $16^\circ 00'E$) für die Jahre 1979 bis 1986.

In der Mehrzahl der Jahre nimmt die Laichschichtdicke im Verlauf der Sommermonate als Folge der Sauerstoffzehrung im Bodenwasser (s. Kap. 3.2.1) mehr oder weniger kontinuierlich ab (Abb. 34). Sprunghafte Veränderungen sind dagegen eher im Winterhalbjahr bei Einstromlagen im Bodenwasser (1981, 1983) zu beobachten. Eine Ausnahme bilden die Verhältnisse im Jahr 1987, in dem zunächst extrem kaltes Winterwasser den Bereich der Vertikalverteilung der Dorscheier begrenzt (s. Kap. 3.3.2) und erst die sommerliche Erwärmung dieses Wasserkörpers später zu einer Ausdehnung der Laichschichtdicke führt (s. Kap. 3.2.1). In den übrigen Jahren lag die 1.5°C Isotherme stets in geringerer Tiefe als die 11 PSU Isohaline und

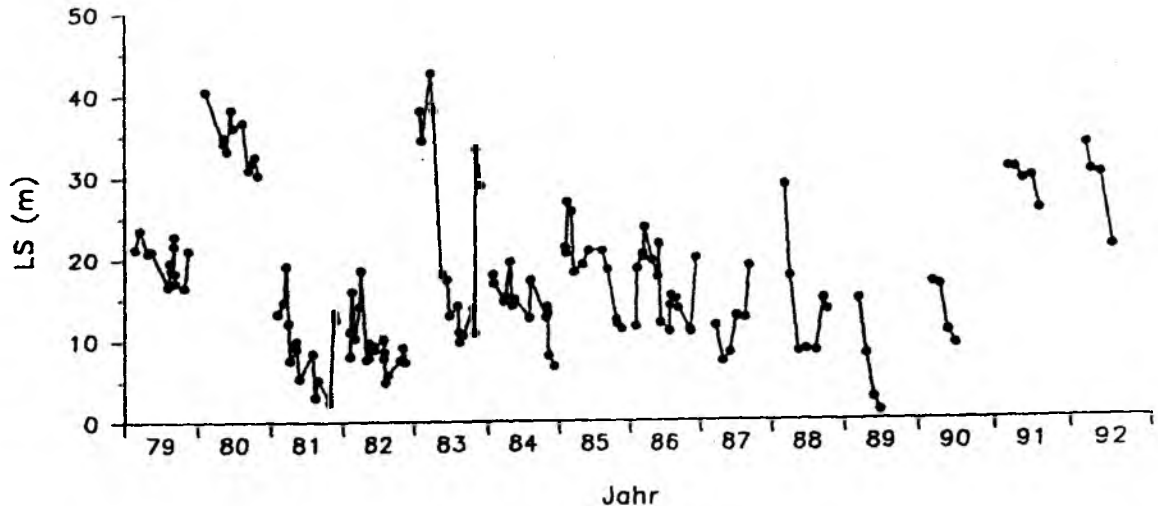


Abb. 34: Schwankungen der Laichschichtdicke, LS (vertikale Ausdehnung des Wasserkörpers mit $T \geq 1.5^\circ\text{C}$, $S \geq 11 \text{ PSU}$, $\text{O}_2 \geq 2 \text{ ml/l}$), im zentralen Bornholmbecken seit 1979 (für 1979-1986: nach Daten des HELCOM Monitorings, Station BY5, $55^\circ 15' \text{N}$ $16^\circ 00' \text{E}$; für 1987-1992: nach Originaldaten von Station 20, $55^\circ 17.5' \text{N}$ $15^\circ 45.0' \text{E}$)

besaß damit keine Bedeutung für die Begrenzung der Laichschichtdicke. Im Zeitraum ab 1989 ist eine generelle Zunahme der Laichschichtdicke zu verzeichnen, die jeweils zu Beginn der Laichsaison besonders ausgeprägt war.

Zwischen der Gesamtsterblichkeit der Eier und der Laichschichtdicke im zentralen Bornholmbecken ist kein direkter Zusammenhang erkennbar (Abb. 35). Für die Jahre 1987 bis 1991 ist trotz einer deutlichen Zunahme der Laichschichtdicke im Jahresmittel keine gravierende Änderung der Eisterblichkeit festzustellen. Der Vergleich der Monatswerte für April und Juli 1987 zeigt einen Anstieg der Eisterblichkeit bei einer gleichzeitigen Zunahme der Laichschichtdicke. Dagegen wurde zwischen den Monaten Juli und August 1991 eine Abnahme der Eisterblichkeit und ein leichter Rückgang der Laichschichtdicke beobachtet.

Die Anzahl insgesamt bis zum Schlupf überlebender Eier zeigt ebenfalls keine klare Beziehung zur Laichschichtdicke an (Abb. 36 links). Die Situation von 1991 unterscheidet sich aber gravierend von den Verhältnissen der Vorjahre. Die relativ hohe Anzahl an überlebenden Eiern bei einem gleichzeitig stark

rückläufigen Laichbestand (Abb. A3, im Anhang) spricht hier für einen positiven Effekt der günstigen hydrographischen Bedingungen in diesem Jahr.

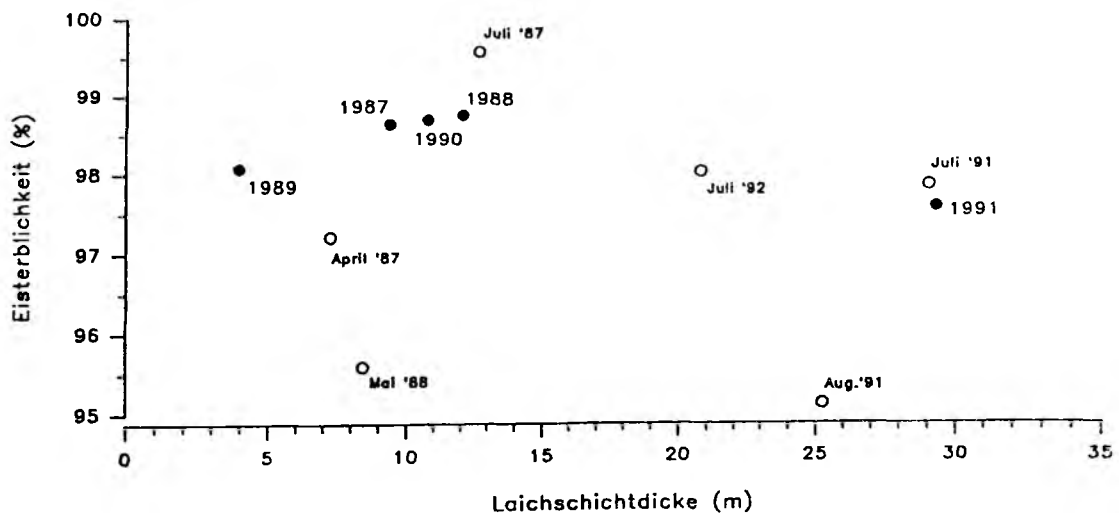


Abb. 35: Vergleich der Laichschichtdicke mit der Gesamtsterblichkeit von Dorscheiern in einzelnen Monaten (○) und im Mittel für die Jahre 1987 bis 1991; (●) : Sterblichkeit für gesamte Laichsaison, Mittelwert der Laichschichtdicke April-Juli.

Ein Vergleich der Jahrgangsstärke als Jungfische der Alterklasse 0 mit der Laichschichtdicke im Zeitraum 1979 bis 1992 (Abb. 36 rechts) ergibt keinen unmittelbaren Zusammenhang. Für die Jahre 1987 bis 1992 läßt sich mittels multipler Regressionsanalyse mit schrittweiser rückwärtsgerichteter Variablenauswahl jedoch für die beiden Faktoren Laichschichtdicke und Laichbestandsbiomasse auf dem 1 % Niveau ein signifikanter Einfluß nachweisen. Dabei ist der Interaktionsterm nicht signifikant, und das resultierende Modell hat einen sehr hohen Erklärungsgehalt ($r^2 = 0.97$, $r^2_{\text{adj.}} = 0.96$, $p = 0.0043$). Bei einer Beschränkung auf den Zeitraum von 1979 bis 1989, d. h. ohne die Jahre 1990 bis 1992, in denen ein relativ spätes Auftreten der Hauptlaichzeit beobachtet wurde (s. Kap. 3.3.5), besitzt alleine die Laichschichtdicke, aber nicht die Laichbestandsbiomasse und der Interaktionsterm, eine signifikante Bedeutung ($r^2 = 0.43$, $r^2_{\text{adj.}} = 0.37$, $p = 0.0281$). Die entscheidende Bedeutung der Laichschichtdicke läßt sich in diesem Fall damit erklären, daß dem positiven Effekt eines hohen Laichbestandes bezüglich der Eiproduktion, wie er bis Mitte der 80'er Jahre noch vorhanden war (Abb. A3 im Anhang), ein stärker ausge-

prägender Kannibalismus (Abb. A4 im Anhang), dem die Jungfische mit Beginn des Sommerquartals unterliegen (Anon. 1994), entgegen wirkt.

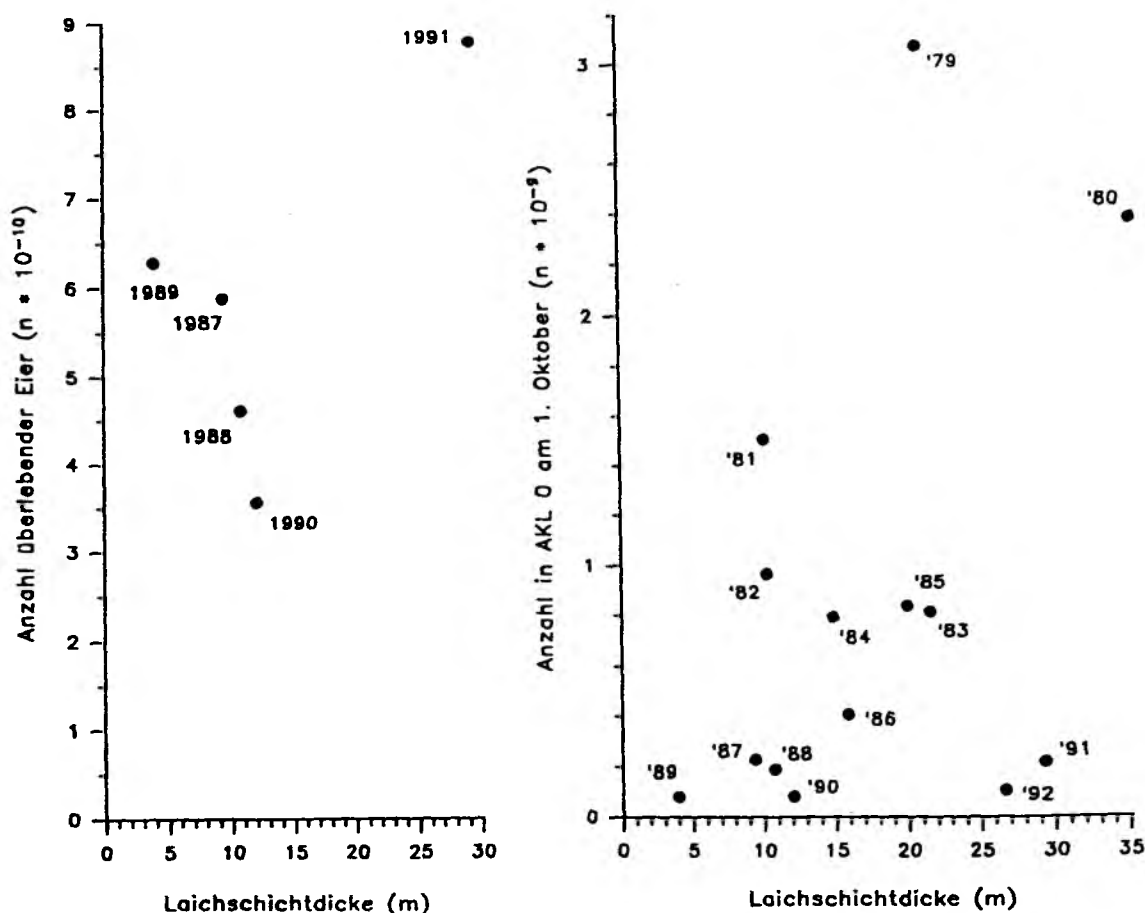


Abb. 36: Vergleich der mittleren Laichschichtdicke im zentralen Bornholmbecken in den Monaten April bis Juli mit der Anzahl insgesamt in der Laichsaison bis zum Schlupf überlebender Eier für den Zeitraum 1987 bis 1991 (links) und der Häufigkeit an Jungfischen der Altersklasse 0 in der zentralen Ostsee zu Beginn des 4. Quartals (nach ICES "Working Group on Multispecies Assessment in the Baltic", Köster pers. Mittlg.) in den Jahren 1979 bis 1992 (rechts).

4 Diskussion

Felduntersuchungen zur Häufigkeit und Sterblichkeit pelagischer Fischeier unterliegen einer Reihe methodischer Schwierigkeiten, die in erster Linie eine auf das räumliche und zeitliche Auftreten der Eier adäquat abgestimmte Probennahme betreffen. Daneben ist die Kenntnis der Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier unerlässlich, um aus den Fangergebnissen letztlich die Produktion an Eiern abzuleiten, wie sie u. a. als Ausgangspunkt für die Sterblichkeitsabschätzung benötigt wird. Die Ergebnisse der vor diesem Hintergrund durchgeführten und auf die besonderen hydrographischen Bedingungen in der zentralen Ostsee abgestimmten experimentellen Untersuchungen werden zunächst behandelt, bevor auf die Resultate der Feldarbeiten eingegangen wird.

4.1 Einfluß von Temperatur und Sauerstoffgehalt auf die Eientwicklung

Bei experimentellen Untersuchungen an Fischeiern treten hinsichtlich der Einstellung und Überwachung konstanter Versuchsbedingungen sowie der Qualität des Ausgangsmaterials häufig Probleme auf, die die Bewertung und die Vergleichbarkeit der Ergebnisse erschweren.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Erbrütungsversuche an Bord von Forschungsschiffen begonnen, da wegen der räumlichen Entfernung zum Laichgebiet der Transport von lebenden Tieren wenig aussichtsreich erschien. Aus dem gleichen Grund kam eine Durchführung der Befruchtung erst nach Rückkehr von See im Institutslabor nicht in Betracht, zumal bei Dorscheiern nur innerhalb der ersten 9 Stunden nach dem Abstreifen mit einem befriedigenden Befruchtungserfolg gerechnet werden kann (Kjörsvik & Lönning 1983). Entsprechend der an Bord von FS "Alkor" und FS "Poseidon" gegebenen technischen Voraussetzungen konnte die Solltemperatur vom Zeitpunkt der Befruchtung an eingehalten werden. Allein der kurze Zeitraum des Transports der Erbrütungsgefäße von der Institutspier zum Zentrallabor bewirkte diesbezüglich geringfügige Abweichungen. Die Konstanz der Versuchsbedingungen gilt nicht für den Sauerstoffgehalt, da zum einen die Versuchsanlage erst besetzt wurde nachdem der Befruchtungserfolg mit Eintreten des 2-Zellenstadiums sichergestellt war, und zum anderen für den Wiederaufbau der Wasserversorgung mit definierten Sauerstoffbedingungen im

Institutslabor 2 bis 4 Stunden benötigt wurden. Die Ergebnisse zur Entwicklungsgeschwindigkeit dürften davon allerdings wenig betroffen sein, weil in dieser Hinsicht generell kein nennenswerter Einfluß des Sauerstoffgehaltes festgestellt wurde. Dagegen kann nicht ausgeschlossen werden, daß die zeitweilig unterbrochene Sauerstoffversorgung, trotz der relativ kurzen Dauer der Unterbrechung, mit Auswirkungen auf die Eiersterblichkeit verbunden war. Dies spielt insbesondere bei der Beurteilung der im Verlauf der Entwicklung beobachteten unterschiedlichen Sterblichkeitsraten eine Rolle, weil eine zu einem bestimmten Zeitpunkt eingetretene Beeinträchtigung sich erst bei einem späteren Entwicklungsstadium bemerkbar machen kann (Rosenthal & Alderdice 1976).

Zwischen den beiden verwendeten Versuchsanlagen bestanden Unterschiede bezüglich der Meßwertaufnahme. Während bei der ersten Anlage der Sauerstoffgehalt in den einzelnen Versuchsgläsern nur mehr oder weniger stichprobenartig verfolgt werden konnte, erlaubte die zweite Anlage eine kontinuierliche Registrierung. Da ein Vergleich der Variabilität der Temperatur- und der Sauerstoffwerte keine wesentlichen Unterschiede zwischen den beiden Anlagen ergab, wird davon ausgegangen, daß auch im ersten Fall eine hinreichende Konstanz der Versuchsbedingungen gegeben war.

Bei der Beschreibung der Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier in Abhängigkeit von der Temperatur wurden Ergebnisse von Versuchsansätzen berücksichtigt, die ohne Kontrolle der Sauerstoffkonzentration durchgeführt wurden. Die Einbeziehung dieser Ergebnisse trotz unzureichender Erfassung möglicher Störgrößen schien gerechtfertigt, da sich die Resultate zwanglos in das übrige, weitaus umfangreichere Material eingliedern ließen. Zudem war zwischen den Eiern des Ansatzes 6, die ohne Kontrolle des Sauerstoffgehaltes erbrütet wurden, und denen sich in der eigentlichen Versuchsanlage befindlichen Eiern bezüglich der Entwicklungsdauer praktisch kein Unterschied festzustellen.

Wegen des im Bereich natürlicher Bedingungen geringen Einflusses des Salzgehaltes auf die Entwicklungsgeschwindigkeit (Westernhagen 1970, Nissling & Westin 1991a) wird der zwischen den Ansätzen vom Mai 1992 (S: 13.5 PSU) und den bei den übrigen Experimenten herrschenden Bedingungen (S: 13.0 PSU) bestehende Unterschied als vernachlässigbar angesehen.

Bei der Bestimmung der Sterblichkeitsraten für die einzelnen Eistadien wurde

davon ausgegangen, daß sich die abgestorbenen Eier ohne substantielle zeitliche Verzögerung am Boden der Erbrütungsgefäße ansammeln. In den zahlreichen Unterproben, die zur Kontrolle der Entwicklungsgeschwindigkeit entnommen wurden, waren ausschließlich lebende Eier vertreten. Damit erscheint eine Verzerrung der Ergebnisse zum Verlauf der Sterblichkeit während der Eientwicklung als sehr unwahrscheinlich. Diese Einschätzung wird darüberhinaus durch die Felduntersuchungen zur Vertikalverteilung der Eier unterstützt, in denen erst in Bodennähe ein höherer Anteil an toten Eiern festgestellt wurde.

Ohldag et al. (1991) beobachteten bei Dorscheiern aus dem Bornholmbecken eine Entwicklungsdauer von 14 Tagen bei einer Temperatur von 5 °C (S: 13.0 PSU, O₂-Gehalt: 8.0 ml/l) und damit eine im Vergleich zum Nordseekabeljau (Thompson & Riley 1981) und zum Dorsch der westlichen Ostsee (Westernhagen 1970) um 3 bis 4 Tage kürzere Eiphasen. Diese Beobachtung beruht allerdings auf nur einem Versuchsansatz. Bei Untersuchungen zur Eisterblichkeit und Schlupfrate beim Ostseedorsch unter dem Einfluß unterschiedlicher Salzgehalte von Nissling & Westin (1991a), die bei einer Temperatur von 7 °C mit Material von insgesamt 6 verschiedenen Weibchen durchgeführt wurden, schlüpften die Larven 13 bis 15 Tage nach der Befruchtung. In der vorliegenden Arbeit benötigten die Eier bis zum Schlupf bei 5 °C im Mittel 17 Tage und bei 7 °C 13 Tage, womit der von Ohldag et al. (1991) beschriebene relativ frühe Schlupfzeitpunkt nicht als charakteristisch bestätigt werden kann.

Altersangaben nach Apstein (1909), wie sie bei früheren Bestimmungen der Eisterblichkeit beim Ostseedorsch zu Grunde gelegt wurden (Müller & Bagge 1977, Bagge et al. 1978, Wieland 1988), liegen mit einer Entwicklungsdauer von 18 Tagen bei 5°C und 15 Tagen bei 7°C um 1 bis 2 Tage über denen der vorliegenden Arbeit.

Das Fehlen eines dem Eistadium V beim Nordseekabeljau entsprechenden Entwicklungsabschnittes beim Dorsch in der westlichen und zentralen Ostsee bestätigen Feldbeobachtungen von Müller & Pommeranz (1984) und Wieland (1988) sowie die Ergebnisse der experimentellen Arbeiten von Ohldag et al. (1991) und Westernhagen (1970), bei denen eine vergleichbare Stadieneinteilung verwendet wurde. Der Schlupf der Larven vor einer vollständigen Umwachsung des Dotters dürfte dabei mit dem größeren Eidurchmesser beim

Ostseedorsch (Bagge & Müller 1984) zusammenhängen.

Ungünstige Sauerstoffverhältnisse können nach Hamdorf (1961) und Siefert & Spoor (1974) zu einer Verlangsamung der Eientwicklung oder nach den Ergebnissen von DiMichelle & Taylor (1980) zu einem vorzeitigen Schlupf der Larven führen. Ohldag et al. (1991) beobachteten in einem einzelnen Experiment mit Dorscheiern eine Vorverlegung des Schlupfzeitpunktes um 1.5 Tage bei einer Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes von 8.0 auf 4.9 ml/l. In der vorliegenden Arbeit war dagegen, basierend auf dem Material von 9 verschiedenen Weibchen, keine signifikante Tendenz, weder zu einer Verlangsamung der Entwicklung noch zu einer Vorverlegung des Schlupfzeitpunktes, unter dem Einfluß herabgesetzter Sauerstoffgehalte festzustellen. Die Variabilität zwischen den Versuchsansätzen könnte dabei allerdings einen generellen Trend überlagert haben, sofern dieser im Vergleich zu den auf Unterschieden in der Eiqualität zwischen einzelnen Weibchen zurückgehender Effekte klein ist.

Phasen mit vergleichsweise hohen Sterblichkeiten während der Gastrulation und unmittelbar vor dem Schlupf wurden in Untersuchungen zum Einfluß verschiedener Umweltfaktoren wie Temperatur (Bonnet 1939, Iversen & Danielsen 1984), Salzgehalt (Nissling & Westin 1991), Temperatur und Salzgehalt kombiniert (Westernhagen 1970, Laurence & Rogers 1976) sowie organischer Schadstoffe (Kühnhold 1974, Detleffsen 1977) auf die Eientwicklung beim Dorsch beobachtet. Die in der vorliegenden Arbeit unter dem Einfluß herabgesetzter Sauerstoffgehalte verstärkt hervorgetretenen hohen Sterblichkeitsraten der Stadien IB und II betonen die besondere Empfindlichkeit von Dorscheiern gegenüber Umweltstressoren in der Phase der Gastrulation bis zum Verschluß des Blastoporus. Davenport & Lönning (1980) und Serigstad (1987) fanden bei Messungen an Eiern des arktisch-norwegischen Kabeljaus eine nahezu kontinuierliche Zunahme des Sauerstoffverbrauchs mit Verlauf der Eientwicklung bis zum Schlupf, so daß sich diesbezüglich kein Zusammenhang mit den unterschiedlichen Sterblichkeitsraten der Stadien IB und II ergibt. Dagegen scheint mit dem Anstieg der Sterblichkeitsraten unmittelbar vor dem Schlupf ein generelles Phänomen vorzuliegen, welches in der vorliegenden Arbeit auf allen Sauerstoffstufen beobachtet wurde.

In der vorliegenden Arbeit betrug die Überlebensrate der Eier bei optimaler Sauerstoffversorgung im Mittel 30 %. Dies stimmt sehr gut mit den bei vergleichbaren Temperaturen und Salzgehalten von Ohldag et al. (1991) und von

Nissling und Westin (1991a) beobachteten Schlupfraten überein. Laborstudien am Atlantischen Kabeljau (Laurence & Rogers 1976), am Kabeljau aus dem norwegischen Küstenbereich (Iversen & Danielsen 1984) und am Dorsch der westlichen Ostsee (Westernhagen 1970) ergaben z. T. höhere Schlupfraten bei Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen wie sie den jeweiligen Verhältnissen im natürlichen Lebensraum entsprechen (Abb. 37). Nissling (1993) beobachtete in Experimenten, bei denen Eier vom Ostseedorsch für 48 Stunden Sauerstoffgehalten von 0.7 bis 2.0 ml/l ausgesetzt wurden, daß der Anteil überlebender Eier bei einem Salzgehalt von 15 PSU signifikant höher war als in parallelen Versuchsserien, die bei einem Salzgehalt von 11 PSU durchgeführt wurden. Dies betont die kritische Bedeutung ausreichender Salzgehalte für den Entwicklungserfolg der Eier. Auf eine weitere Erklärungsmöglichkeit für den geringen Schlupferfolg beim Ostseedorsch weisen Untersuchungen zur Schadstoffbelastung von Larsson (1993) hin. In den Ovarien von Weibchen aus der zentralen Ostsee wurden um das 4-fache höhere Konzentrationen an halogenierten Kohlenwasserstoffen als bei Tieren aus dem Skagerrak gefunden. Der Schlupferfolg in Versuchsserien, die mit Eiern von derart belasteten Weibchen durchgeführt wurden, lag nur bei 5 bis 10 %. Erst bei Laichmaterial von Elterntieren, die ein Jahr in einem Versuchsaquarium an der schwedischen Westküste gehalten und mit Pellets sowie Sprotten aus dem Skagerrak gefüttert wurden, stieg der Schlupferfolg auf 20 bis 30 % an.

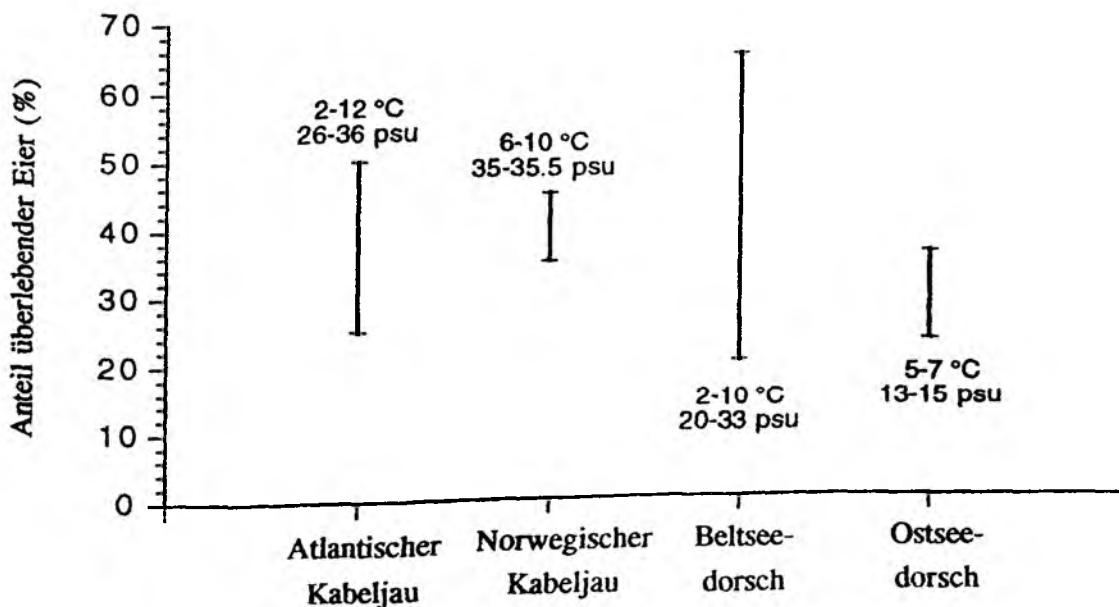


Abb. 37: Experimentelle Ergebnisse zum mittleren Schlupferfolg bei verschiedenen Kabeljau-Beständen (Quellen s. Text)

Experimentelle Studien zum Entwicklungserfolg von Fischeiern weisen in der Regel eine gewisse Variabilität auf, insbesondere wenn sie mit Material verschiedener Weibchen durchgeführt wurden. Dies resultiert zum einen aus natürlichen Gründen, wie z. B. Schwankungen in der Qualität des Eimaterials in Abhängigkeit vom Alter der Weibchen bzw. unterschiedlich hoher Schadstoffbelastung der Elterntiere, kann aber zum anderen auch mit geringfügigen Unterschieden bei der Versuchsdurchführung zusammenhängen (Kjörsvik et al. 1984). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zum Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf den Entwicklungserfolg der Eier erlauben keine exakte Festlegung eines lethalen Grenzwertes. Während sich in einigen Versuchsserien bei Sauerstoffgehalten von 2.0 bzw. 2.1 ml/l noch Eier erfolgreich entwickelten, traten bei anderen Versuchsserien auf dieser O₂-Stufe keine Larven mehr auf. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchsserien hinsichtlich des kritischen Sauerstoffniveaus sind nicht exakt zu quantifizieren, da Überlebensraten nur exemplarisch für zwei Versuchsansätze bestimmt wurden. Es ergeben sich aber dennoch Anhaltspunkte, daß bei zunehmender Temperatur der Sauerstoffbedarf der Eier in Folge einer ansteigenden Stoffwechselaktivität bereits bei höheren Sauerstoffgehalten nicht mehr gedeckt werden kann. Es bleibt allerdings zu klären, ob die beobachteten Variationen noch im Rahmen natürlicher Schwankungen liegen oder ob sich Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Einflußgrößen nachweisen lassen, deren experimentelle Erfassung über die Fragestellung der vorliegenden Arbeit hinausging.

4.2 Vertikalverteilung der Eier in Abhängigkeit von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration

Bei den Untersuchungen zur Vertikalverteilung der Dorscheier wurden mit dem "Messhai" sowie dem "MOCNESS" und dem "BIOMOC" verschiedene Mehrfachschließnetze verwendet. Unterschiede hinsichtlich der Fläche der Einstromöffnung dieser Fanggeräte und in der Abundanz der Eier, wie sie aus den 0 Probennahmen an verschiedenen Stationen und zu verschiedenen Terminen innerhalb der Laichsaison resultierten, führten zu einer sehr unterschiedlichen Gesamtzahl an Eiern, auf denen die einzelnen Probenserien beruhen. Niedrige Anzahlen an Eiern, wie sie insbesondere für die älteren Eistadien vorherrschend waren, sind mit einer relativ großen Unsicherheit der Einzelbeobachtungen verbunden. Aus diesem Grund wurden für die multiplen Regressionsanalysen zur Untersuchung der Abhängigkeit der Vertikalver-

teilung der Eier von den hydrographischen Bedingungen die verschiedenen Entwicklungsstadien zusammengefaßt und die Parallelproben der jeweiligen Tiefenhorizonte eines Probennahmetermins gemittelt.

Bei der Verwendung von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration als mögliche Einflußgrößen zur Schätzung des in einem Tiefenhorizont zu erwartenden relativen Anteils an Dorscheiern ist mit Korrelationen dieser Variablen untereinander zu rechnen. Dies beruht auf der Wassermassenverteilung im Bornholmbecken, d. h. niedrige Sauerstoffgehalte im Bodenvasser sind im Vergleich zu den Verhältnissen im Zwischenwasser überwiegend mit relativ hohen Salzgehalten und Temperaturen verbunden. Die aus dieser Multikollinearität resultierenden Probleme bei der Schätzung der Regressionskoeffizienten (Freund & Minton 1979, Sokal & Rohlf 1981) wurden zugunsten einer möglichst hohen statistischen Prognosegenauigkeit des Gesamtmodells in Kauf genommen und bei der Modellbildung quadratische Interaktionsterme mit einbezogen.

Nach einer Reihe von Untersuchungen zur Vertikalverteilung von Dorscheiern in der zentralen Ostsee (Kändler 1944, Lebedek 1978, Müller & Pommeranz 1984, Müller 1988, Wieland 1988) treten die Eier vorwiegend bei Salzgehalten von mehr als 12 PSU auf. Dies stimmt im wesentlichen mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit überein, in der Dorscheier zwar bereits bei Salzgehalten zwischen 9.6 und 12.0 PSU beobachtet, die größten Häufigkeiten an Eiern aber erst bei Salzgehalten zwischen 12.5 und 14.5 PSU angetroffen wurden.

Experimentelle Untersuchungen von Nissling & Westin (1991b) ergaben dem spezifischen Gewicht unbefruchteter Eier des Ostseedorsches äquivalente Salzgehalte von 12.3 bis 16.9 PSU. Kändler & Tann (1965) fanden, daß Dorscheier nach der Befruchtung keine nennenswerte aktive Regulationsmöglichkeit ihrer Schwebfähigkeit besitzen. Nach Hohendorf (1968) erfolgt eine Adaptation des spezifischen Gewichts der Eier schon während der Reifung im Ovar u. a. durch die Aufnahme von Wasser aus der Ovarialflüssigkeit. Die Schwebfähigkeit der Eier wird jedoch endgültig erst im Moment des Abblaus durch die Aufnahme von Seewasser in den perivitellinen Raum festgelegt. Diese Möglichkeiten der Anpassung an Veränderungen im Salzgehalt könnten die generellen Unterschiede in der Verteilung der Eier relativ zum Salzgehalt im Vergleich der Jahre 1987 bis 1991 auf der einen und 1992

auf der anderen Seite erklären. Obwohl detaillierte Angaben zum Ausmaß des Anpassungsvermögens von Dorscheiern an veränderte Salzgehalte nicht vorliegen, dürfte in dieser Hinsicht der umfangreiche Einstrom von salzreichem Tiefenwasser vor der Laichsaison 1992 von wesentlicher Bedeutung gewesen sein.

Aus dem Vergleich der Vertikalverteilung der Dorscheier bei unterschiedlichen hydrographischen Bedingungen wurde ein negativer Einfluß niedriger Temperaturen und Sauerstoffgehalte auf den Entwicklungserfolg der Eier abgeleitet. Diese Interpretation läßt sich an Hand experimenteller Befunde absichern. Westernhagen (1970) beobachtete für Eier des Dorsches der westlichen Ostsee ein Temperaturoptimum bei 4 bis 8 °C. Niedrigere Temperaturen führten zu einer drastischen Abnahme des Schlupferfolges. Thompson & Riley (1981) berichteten für den Nordseekabeljau ein Absterben der Eier während der ersten Entwicklungsstadien bei Temperaturen unter 1.5 °C. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführte experimentelle Untersuchungen ergaben, daß nur die ersten Entwicklungsstadien Sauerstoffgehalte von 1 ml/l tolerieren können, während im späteren Verlauf der Entwicklung höhere Sauerstoffniveaus (≥ 2 ml/l) für ein Überleben der Eier erforderlich sind.

Das mittels multipler Regressionsanalyse entwickelte Modell zur Beschreibung der Verteilung der Eier in Abhängigkeit von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration zeigt die Bedeutung dieser Einflußgrößen auf und hat einen Erklärungsgehalt von 81 %. Zu der Variabilität der einzelnen Probenreihen können feinskalige Unterschiede in der räumlichen Verteilung der Eier relativ zu den hydrographischen Gradienten, die mit konventionellen Mehrfachschlieβnetzen nicht hinreichend zu erfassen sind, beigetragen haben. Es wird zwar davon ausgegangen, daß das Modell für den in der vorliegenden Arbeit vorgegebenen Einsatzbereich geeignet ist, aufgrund der verbleibenden Unsicherheiten und dem rein statistischen Zusammenhang aus einem zeitlich begrenzten Datensatz sollten Prognosen bei zukünftigen Anwendungen aber kritisch betrachtet werden.

Experimentelle Untersuchungen am Kabeljau aus dem Küstenbereich Norwegens (Sundness et al. 1965) und am Ostseedorsch (Ohldag et al. 1991, Nissling & Westin 1991b) ergaben, daß die Schwebfähigkeit der Eier im Verlauf der Entwicklung abnimmt, und damit die älteren Eistadien grundsätzlich in größeren Tiefen als die jüngeren vorkommen. Die Ergebnisse der

vorliegenden Arbeit zeigen, daß die Vertikalverteilung der Eier nicht ausschließlich von der Dichte bestimmt wird. Bei den niedrigen Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser in den Jahre 1987 bis 1989 wurde keine Änderung der Tiefeneinstellung der verschiedenen Eistadien beobachtet bzw. eine Abnahme der zentralen Tiefe mit zunehmendem Alter festgestellt. Unter Berücksichtigung der experimentellen Befunde zum Einfluß des Sauerstoffgehaltes auf den Entwicklungserfolg der Eier könnte dies aus einer erhöhten Sterblichkeit der älteren Stadien im unteren Tiefenbereich resultieren. Bei den etwas günstigeren Sauerstoffbedingungen in den Jahren 1990 und 1991 deutet sich eine leichte Zunahme der zentralen Tiefe im Verlauf der Entwicklung an. Aber erst unter dem Einfluß der substantiell verbesserten Sauerstoffverhältnisse im Frühjahr 1992 ist ein Ansteigen des spezifischen Gewichtes der Eier mit fortschreitender Entwicklung eindeutig zu erkennen.

4.3 Abundanz und Saisonproduktion der einzelnen Eistadien

Die Berechnung von Sterblichkeitskoeffizienten aus der Häufigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien erfordert für die verschiedenen Probennahmetermine vergleichbare Aufnahmen des Verbereitungsgebietes. Zur repräsentativen Erfassung der Häufigkeit der Eier waren die Stationen regelmäßig über das Untersuchungsgebiet verteilt, wobei in den Jahren 1987 bis 1990 nur das Hauptverbreitungsgebiet der Eier, d. h. das von der 70 m - Tiefenlinie eingeschlossene Areal, flächendeckend erfaßt wurde, während das Gebiet mit Wassertiefen zwischen 60 und 70 m erst ab 1991 beprobt worden ist. Aus verschiedenen Gründen konnte bei den einzelnen Aufnahmen nicht das gesamte Stationsnetz abgedeckt werden (s. Kap. 2.2.1). Die Reduzierung der Anzahl beprobter Stationen erfolgte dabei nicht zufällig, sondern betraf systematisch die Randbereiche des Untersuchungsgebietes, in denen die Eier in geringeren Mengen auftreten, so daß einfache Verfahren, z. B. eine Hochrechnung des arithmetischen Mittels auf die Gesamtfläche, für vergleichbare Abundanzabschätzungen ungeeignet sind. Die Ergebnisse zur Horizontalverteilung der vorliegenden Arbeit ergaben, daß bei Wassertiefen von weniger als 65 m keine Dorscheier vorhanden sind. Dies steht im Einklang mit früheren Beobachtungen (Bagge & Müller 1977, Müller & Pommeranz 1984) und läßt sich an Hand der Resultate zur Vertikalverteilung der Eier in Relation zum Salzgehalt mit der begrenzten Schwebfähigkeit erklären. Damit ermöglicht die Einbeziehung der 60 m - Isobathe als Nulllinie die Extrapolation nicht abgedeckter

Randgebiete und erlaubt die Abschätzung der im Gesamtgebiet vorhandenen Eier mittels numerischer Integration. Für die Mehrzahl der Aufnahmen werden die mit dieser Methode erzielten Ergebnisse als repräsentativ angesehen. Angesichts der geringen Abundanz insgesamt wird der Beschränkung auf relativ wenige Stationen im zentralen Bornholmbecken bei den im März durchgeführten Probennahmen keine entscheidende Bedeutung beigemessen. Etwas gravierender könnte sich dagegen die fehlende Abdeckung des gesamten nördlichen Teilgebietes im Juni 1987 und im April 1989 ausgewirkt haben, von dem im Nordosten auch das von der 80 m Tiefenlinie begrenzte Areal betroffen war. Nach der Verteilung der Eier in den vorangegangenen und den nachfolgenden Aufnahmen erscheint es zwar als unwahrscheinlich, daß damit eine substantielle Unterschätzung der Gesamtabundanz verbunden war. Dies kann aber nicht gänzlich ausgeschlossen werden, da in dem betreffenden Teilgebiet zu verschiedenen Terminen in anderen Jahren relativ hohe Eikonzentrationen beobachtet wurden (Bagge & Müller 1977, Wieland 1988).

Eine Verzerrung der Abundanzabschätzungen für die einzelnen Entwicklungsstadien als Folge einer grundsätzlich möglichen Verdriftung der Eier in angrenzende Gebiete, insbesondere das der Stolper Rinne, kann nach den Befunden zur Horizontal- und Vertikalverteilung nahezu ausgeschlossen werden. Nach früheren Beobachtungen tritt ein Eintrag von Dorschbrut aus dem Bereich der Stolper Rinne ebenfalls nicht auf (Müller 1976), so daß sich das Bornholmbecken bei den gegebenen hydrographischen Bedingungen als ein in sich abgeschlossenes Laichgebiet darstellt.

Die Bestimmung der Saisonproduktion der verschiedenen Entwicklungsstadien als Grundlage der Abschätzung von mittleren für die einzelnen Jahre charakteristischen Sterblichkeitsraten und der Rückberechnung der Menge an insgesamt in einem Jahr abgelaichten Eiern verlangt, daß zumindest die Hauptlaichzeit mit einer hinreichend feinen zeitlichen Auflösung erfaßt wird. Dies ist beim Ostseedorsch wegen der langen Dauer der Laichperiode mit einem erheblichen Aufwand verbunden und konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht in allen Jahren realisiert werden. Nach den Ergebnissen für 1987 und 1988 ergaben sich keine Anhaltspunkte für ein Auftreten hoher Eikonzentrationen im Herbst, wie es von Kändler (1938) für den September 1937 berichtet wurde. Auf die sich 1991 abzeichnende Verschiebung der Hauptlaichzeit in den Sommer konnte aus organisatorischen Gründen nicht flexibel mit einer entsprechenden Probennahme im August und September

1992 reagiert werden. Damit sind für dieses Jahr keine Aussagen zur Saisonproduktion möglich. Inwieweit die ungünstigen hydrographischen Verhältnisse der Vorjahre in einem Bezug stehen zu der Verlagerung der Laichaktivität, die sich auch im gonadosomatischen Index der adulten Tiere widerspiegelt (Bagge & Steffensen 1991), oder ob substantielle Änderungen in der Struktur des Laichbestandes aufgetreten sind, bleibt noch zu klären.

Mit dem leicht modifizierten Modell von Daan (1981) konnte eine weitgehend befriedigende Wiedergabe der Dynamik des Laichgeschehens erzielt werden. Damit ist eine relativ genaue Bestimmung der Saisonproduktion auch dann möglich, wenn der Höhepunkt der Laichzeit nicht von der Probennahme erfaßt wird, wie es 1988 augenscheinlich der Fall war. Daraus folgt, daß für die aus der Saisonproduktion der aufeinanderfolgenden Eistadien bestimmten Sterblichkeitsraten eine höhere Genauigkeit anzunehmen ist als für die direkt für den Beobachtungszeitraum geschätzten Sterblichkeiten, zumal die einzelnen Planktonaufnahmen mit einer gewissen Unsicherheit behaftet sind, die vom Modell im Mittel ausgeglichen werden kann. Trotz der sich aus der Anwendung des Modells nach Daan (1981) ergebenden Möglichkeiten ist wegen der Variabilität des jahreszeitlichen Verlaufs der Eiproduktion nur eine begrenzte Reduzierung der Anzahl an Planktonaufnahmen bei zukünftigen Untersuchungen möglich, so daß der standardmäßige Einsatz von Eissurveys zur Bestimmung der Laichbestandsbiomasse im Vergleich zu den auf Fangstatistiken beruhenden Abschätzungen beim Ostseedorsch einen erheblichen Aufwand erfordern würde. Aus dem gleichen Grund ist die Etablierung einer längeren Zeitserie zur Eisterblichkeit nach der hier vorgestellten Methode nur im Rahmen der Kooperation mehrerer Institute denkbar.

In der vorliegenden Arbeit wurde auf eine Rückberechnung der Größe des Laichbestandes aus der Anzahl insgesamt abgelaichter Eier und der mittleren Sterblichkeitsrate verzichtet, da noch keine verläßlichen Informationen zur Fruchtbarkeit für den Untersuchungszeitraum vorliegen (Müller & Schulz 1988). Mit Ausnahme der Ergebnisse für 1991 folgt die Anzahl der insgesamt abgelaichten Eier jedoch der kontinuierlichen Abnahme der Laichbestandsbiomasse von 1987 bis 1990 in der zentralen Ostsee.

Angaben zur Häufigkeit von Dorscheiern in früheren Jahren, die mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit vergleichbar wären, liegen nicht vor. Mittlere Abundanzen, wie sie z. B. in den Arbeiten von Grauman (1973, 1974)

und von Bagge & Müller (1984) für einzelne Termine im Jahr angegeben werden, sind diesbezüglich wenig geeignet, da sie auf einer abweichenden flächenmäßigen Erfassung des Hauptverbreitungsgebietes der Eier beruhen.

Modellrechnungen von Bagge & Müller (1977), bei denen Sterblichkeitskoeffizienten von 0.0385 bis 0.2558 angenommen wurden, ergaben für 1976 eine Saisonproduktion an abgelaichten Eiern zwischen $3.49 \cdot 10^{12}$ und $1.15 \cdot 10^{13}$. Da Sterblichkeitsraten um 0.2 eher als realistisch anzusehen sind, weist der Unterschied zu den für den Zeitraum 1987 bis 1991 ermittelten Werten von 2.96 bis $4.44 \cdot 10^{12}$ abgelaichten Eiern pro Jahr (s. Kap. 3.3.5) auf einen drastischen Rückgang der Saisonproduktion im Bornholmbecken seit dem Ende der 70'er Jahre hin.

4.4 Eisterblichkeit

Die nach den experimentellen Befunden zu erwartende Änderung der Sterblichkeit im Verlauf der Eientwicklung kam in den Ergebnissen der Felduntersuchungen nicht zum Ausdruck. Hierbei ist allerdings zu beachten, daß bei den Felduntersuchungen nur eine sehr grobe zeitliche Auflösung möglich war, und die Entwicklung verschiedener Kohorten nicht getrennt verfolgt werden konnte. Es war keine einheitliche Tendenz zu einem Anstieg der Sterblichkeit im Verlauf der Eientwicklung festzustellen, obwohl die Eier mit fortgeschrittenem Alter einerseits bedingt durch die Abnahme der Schwebfähigkeit verstärkt den ungünstigen Sauerstoffverhältnissen im Tiefenwasser ausgesetzt sind, und andererseits einer erhöhten Wegfraßsterblichkeit unterliegen können, da sie in Folge des Wachstums des Embryos und der ab dem Stadium III zunehmenden Pigmentierung trotz der gleichzeitigen leichten Abnahme des Eidurchmessers (Ohldag et al. 1991) besser sichtbar sein dürften. Aus einem Vergleich der Stadienzusammensetzung in Planktonfängen mit der in den Mageninhalten von Hering und Sprott, die in der zentralen Ostsee die dominierenden Bruträuber darstellen (Köster & Schnack im Druck), ergibt sich, daß vor allem das Stadium III in einem sehr viel größeren Maße gefressen wird als es seiner Abundanz in-situ entspricht, während dieser Unterschied für das Stadium IV weniger stark ausgeprägt ist. Eine relativ hohe Wegfraßsterblichkeit im Stadium III und eine niedrigere Wegfraßsterblichkeit im Stadium IV zusammen mit der im Experiment beobachteten erhöhten Sterblichkeit in der Schlupfphase könnte erklären, daß in-situ kein genereller Unterschied der

Sterblichkeitsraten am Ende der Eientwicklung beobachtet wurde. Die Ergebnisse der Sterblichkeitsabschätzungen, wie sie aus den beiden alternativen methodischen Ansätzen der vorliegenden Arbeit resultieren, lassen in dieser Hinsicht jedoch keine abschließende Beurteilung zu.

Die für einzelne Termine innerhalb der Laichsaison ermittelten Eisterblichkeiten zeigen eine höhere Variationsbreite als die aus der Saisonproduktion der verschiedenen Entwicklungsstadien resultierenden Werte. Die begrenzte Zahl an Beobachtungen erlaubt zwar keinen Nachweis einer signifikanten Änderung der Sterblichkeit im Verlauf der Laichsaison, aber angesichts der langen Dauer der Laichperiode erscheint es möglich, daß die beobachteten Unterschiede auf jahreszeitliche Variationen der Sterblichkeitsursachen beruhen. Faktoren, die dabei in Betracht kommen, sind die hydrographischen Bedingungen im Bereich der Vertikalverteilung der Eier, die sich in Folge der Sauerstoffzehrung im Bodenwasser während der Sommermonate verschlechtern können (s. Kap. 3.2.1), die Abnahme der Eiqualität, d. h. die Abnahme des Eidurchmessers und des Fettgehaltes im Verlauf der Laichsaison (Grauman 1973) und der Wegfraß durch Hering und Sprott, der in den Monaten Mai bis Juli beim Hering und von April bis Juni beim Sprott sehr hoch im Vergleich zum August sein kann (Köster & Schnack im Druck). 1987 wurden im Juli höhere Sterblichkeitsraten als im April beobachtet, wobei sich die Sauerstoffverhältnisse unterhalb der Halokline nicht wesentlich veränderten. Da im gleichen Zeitraum der Anteil an toten Eiern in den Fängen deutlich zunahm (s. Kap. 3.3.1), ist der Anstieg der Sterblichkeitsraten zum überwiegenden Teil vermutlich auf eine schlechtere Eiqualität im Juli zurückzuführen. Dagegen wurden 1991 im August niedrigere Sterblichkeitsraten als im Juli festgestellt, obwohl im August Sauerstoffgehalte von weniger als 1 ml/l in einem ausgedehnteren Tiefenbereich als im Juli auftraten. Gleichzeitig wurde aber ein drastischer Rückgang der Häufigkeit an Dorscheiern in den Mägen von Hering und Sprott beobachtet (Köster & Schnack im Druck), so daß der positive Effekt des reduzierten Wegfrasses die negativen Auswirkungen einer Verschlechterung der Eiqualität und der Ausbreitung sauerstoffarmer Bereiche im Bodenwasser überwogen haben könnte.

Beim Vergleich der Eisterblichkeiten zwischen den Jahren ist die in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur sehr unterschiedliche Entwicklungsdauer der Eier zu berücksichtigen. Gesamtsterblichkeiten, die sich auf die mittleren Verhältnisse in den einzelnen Jahren beziehen, zeigen trotz der substantiellen

Verbesserung der Sauerstoffbedingungen im Tiefenwasser im Untersuchungszeitraum keine wesentlichen Unterschiede (s. Kap. 3.3.8). Mageninhaltsuntersuchungen am Hering und Sprotte sowie die Bestandsentwicklung der Sprotte in der zentralen Ostsee liefern Anhaltspunkte dafür, daß erhöhte Wegfraßsterblichkeiten der Wirkung positiver Entwicklungen in den abiotischen Bedingungen ab 1990 entgegenstanden. Nach den Abschätzungen von Köster & Schnack (im Druck) betrug der Wegfraß an Dorscheiern durch Heringe im Juli 1991 mehr als das dreifache der für den Juli 1988 angegebenen Menge. Ein derartiger Vergleich liegt für die Sprotte zwar nicht vor, aber da diese generell zu einem sehr viel größeren Anteil an der Wegfraßsterblichkeit beteiligt ist als der Hering, dürfte der Anstieg des Sprottbestandes im Bornholmbecken von 1989 bis 1992 um fast das Doppelte (Köster & Schnack im Druck) eine erhebliche Zunahme der Menge an insgesamt konsumierten Dorscheiern zur Folge gehabt haben.

In früheren Untersuchungen zur Sterblichkeit von Dorscheiern im Bornholmbecken, die sich auf einzelne Termine innerhalb der Hauptlaichzeit beziehen, wurden mittlere Sterblichkeitskoeffizienten von 0.28 bis 0.44 (Müller & Bagge 1977), von 0.40 bis 0.68 (Bagge et al. 1978) und von 0.31 bzw. 0.32 (Wieland 1988) ermittelt. Diese relativ hohen Werte sind mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit nicht unmittelbar vergleichbar, da sie auf Altersangaben von Apstein (1909) beruhen, die über denen der hier verwendeten Entwicklungsgeschwindigkeiten liegen. Wegen den etwas größeren Altersdifferenzen zwischen den Stadien nach Apstein (1909) würden die oben zitierten Angaben leichte Unterschätzungen der Sterblichkeitsraten darstellen, während andererseits die im Vergleich zur vorliegenden Arbeit um bis zu 2 Tage (7 °C) längere Entwicklungsdauer bei der Hochrechnung auf die gesamte Eiphasse zu einer mehr oder weniger deutlichen Überschätzung der Gesamtsterblichkeit führen kann.

In einer zusammenfassende Darstellung für die Monate April bis Juni der Jahre 1954 bis 1990 geben Plikshs et al. (1993) den Anteil überlebender Dorscheier in der zentralen Ostsee mit 0.1 bis 20 % an, wobei Werte über 11 % ausschließlich in Jahren mit günstigen Sauerstoffbedingungen beobachtet wurden. Diese Abschätzungen basieren auf dem Anteil der toten Eier in den einzelnen Entwicklungsstadien einer 4-stufigen Einteilung (I, II, III, IV). Die Planktonfänge wurden dabei mit einem Vertikalnetz, das einen schonenden Fang der Eier ermöglicht, durchgeführt. In der vorliegenden Arbeit ist mit dem Bongo

ein geschlepptes Fanggerät verwendet worden. Die größere mechanische Belastung der Eier beim Fang beeinträchtigt ihren Erhaltungszustand und erlaubte beim vorliegenden Material keine sichere Zuordnung der bereits vor dem Fang abgestorbenen Eier zu den einzelnen Stadien der 5-stufigen Einteilung (IA, IB, II, III, IV). Eine vergleichende Auswertung der Methode nach Plikshs et al. (1993) wäre daher problematisch. Sie würde hier außerdem zu einer systematischen Unterschätzung der Eisterblichkeit führen, da der Anteil der toten Eier mit zunehmender Nähe zum Grund deutlich ansteigt (s. Kap. 3.3.1), und die untersten 2 bis 3 m der Wassersäule nicht befischt werden konnten. Letzteres ist mit vertikal operierenden Netzen eher möglich, so daß die von Plikshs et al. (1993) für Stagnationsperioden angegebenen Überlebensraten von 1.2 bis 5.6 % mit den auf die gesamte Eiphasse hochgerechneten Sterblichkeiten von 95.1 bis 99.6 %, wie sie in der vorliegenden Arbeit vorgestellt werden (s. Kap. 3.3.6), prinzipiell vergleichbar sind.

4.5 Bedeutung der Hydrographie für den Reproduktionserfolg

Als Grundlage für den Vergleich der hydrographischen Situation mit dem Reproduktionserfolg des Dorschbestandes wurde in der vorliegenden Arbeit die Laichschichtdicke (s. Kap. 3.3.8) an einer Station im zentralen Bornholmbecken verwendet. Der jahreszeitliche Verlauf der Laichinsität und die Vertikalverteilung der Eier, d. h. Unterschiede im Entwicklungserfolg bei Sauerstoffgehalten zwischen 2 und 5 ml/l, fanden dabei genauso wenig Berücksichtigung wie horizontale Gradienten in der Hydrographie. Auf eine Berechnung des sogenannten Reproduktionsvolumens (Plikshs et al. 1993) aus der Laichschichtdicke und der Topographie des Bornholmbeckens mußte verzichtet werden, da in den meisten Fällen keine flächendeckenden hydrographischen Messungen vorlagen und kein geeignetes Modell zur Simulierung der bei Einstromlagen resultierenden Heterogenität der Sauerstoffverteilung (s. Kap. 3.3.2) zur Verfügung stand. Zwischenzeitlich wurde am Institut für Meereskunde Kiel ein Strömungsmodell der Ostsee mit einer ausreichend feinen räumlichen Auflösung entwickelt (Lehmann 1992), daß in einer modifizierten Form die Einbeziehung von Sauerstoffwerten erlaubt (Lehmann pers. Mittlg.) und bei zukünftigen Untersuchungen dieser Art für Berechnungen des Reproduktionsvolumens verwendet werden kann.

Die Definition der Laichschichtdicke berücksichtigt nur die Mindestan-

forderungen, die zum Überleben der Eier notwendig sind. Angesichts der Vertikalverteilung der Eier ist aber davon auszugehen, daß ein großer Teil der Larven aus Eiern schlüpft, die über einen mehr oder weniger ausgedehnten Zeitraum niedrigen Sauerstoffgehalten ausgesetzt waren, denen dann anfangs auch die frischgeschlüpften Larven unterliegen. Über die Lebensfähigkeit dieser Larven liegen bisher keine näheren Informationen vor. Aus Beobachtungen zur Vertikalverteilung von Dorschlarven im Bornholmbecken ergeben sich jedoch Hinweise, daß Larven, die im sauerstoffarmen Bodenwasser schlüpfen, nicht in der Lage sind, in die Deckschicht aufzusteigen, und damit nicht in den Bereich mit geeigneten Nahrungsorganismen gelangen (Wieland & Zuzarte 1991). Diese Einschätzung wird durch experimentelle Untersuchungen gestützt. Nissling (1993) beobachtete, daß Dottersacklarven bei einem Sauerstoffgehalt von 2.1 ml/l überwiegend inaktiv waren und bei 1.1 ml O₂/l innerhalb von 48 Stunden die Hälfte der Larven starb. Gegenwärtig ist es zwar nicht möglich, die erforderlichen Aufwuchsbedingungen exakt zu definieren, da die Dottersacklarven aber für eine aktive Vertikalwanderung anscheinend Sauerstoffgehalte von mehr als 2 ml/l benötigen, dürften die bisherigen sich allein an den Bedürfnissen der Eier orientierenden Angaben eine Überschätzung des effektiven Reproduktionsvolumens darstellen.

Der Vergleich der Anzahl bis zum Schlupf überlebender Eier mit der Häufigkeit an Jungfischen (s. Kap. 3.3.7) liefert Anhaltspunkte dafür, daß beim Ostseedorsch neben einer hohen Eisterblichkeit auch die nachfolgenden Jugendstadien einer beträchtlichen Sterblichkeit unterliegen. In dieser Hinsicht wurde die ungünstigste Situation 1989 beobachtet. In diesem Jahr war der Bereich im Tiefenwasser, in dem der Sauerstoffgehalt weniger als 2 ml/l betrug, am weitesten ausgedehnt. Larvensterblichkeiten von über 99 % dürften wohl kaum allein auf hydrographische Faktoren zurückgehen, und sind auch keineswegs mit einer hohen Wegfraßsterblichkeit durch Hering und Sprott zu begründen (Köster im Druck). Beeinträchtigungen des Entwicklungserfolges durch Endoparasiten (Pedersen et al. 1993) und durch eine Belastung mit lipophilen Schadstoffen, die sich besonders in der Dottersackphase im Zuge der Nutzung der Fettreserven auswirkt (Larsson 1993), könnten ebenfalls eine wichtige Rolle spielen. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Rückberechnungen der Jahrgangsstärke nach der "Multispecies VPA" eine Unterschätzung in den ersten Altersklassen darstellen, da sie zwar eine Abschätzung der Wegfraßsterblichkeit durch Kannibalismus beinhalten, aber von einer niedrigen Reststerblichkeit ausgehen (Anon. 1994), und damit andere Sterblichkeitsursachen

vermutlich nicht ausreichend berücksichtigen. Zur Lösung dieser Problematik sind direkte Abschätzungen der Häufigkeit der späten Larvenstadien anzustreben. Hierzu bedarf es allerdings noch der Entwicklung geeigneter quantitativer Erfassungsmethoden.

Beim Vergleich der Laichschichtdicke mit der Häufigkeit der Jungfische als Altersklasse 0 fallen die Jahrgänge 1991 und 1992 deutlich aus dem Rahmen. Bezogen auf den Zeitraum von 1987 bis 1992 ergab sich ein signifikanter Einfluß der Laichschichtdicke auf die Jahrgangsstärke nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Laichbestandsbiomasse. Angesichts der starken Reduktion des Laichbestandes ab Mitte der 80'er Jahre und des extrem niedrigen Niveaus des Laichbestandes in den Jahren 1991 und 1992 erscheint dies plausibel. Eine abschließende Beurteilung fällt wegen der bestehenden Unsicherheiten, wie sie in den vorangegangenen Abschnitten diskutiert wurden, schwer. Dies gilt insbesondere für die Jahrgänge 1991 und 1992, da mit einer Stabilisierung der Abschätzung der Jahrgangsstärke mit Hilfe der "Multispecies VPA" erfahrungsgemäß erst zu rechnen ist, wenn höhere Altersklassen erreicht sind, die in den befischten Bestand eintreten (Weber 1989, Anon. 1994). Trotz dieser Vorbehalte deuten sich mit der Verschiebung der Hauptlaichzeit, dem späten Schlupftermin der Larven und der niedrigen Abundanz der Nachwuchsjahrgänge insgesamt Veränderungen der Aufwuchsbedingungen der frühen Jugendstadien an, die den Reproduktionserfolg seit dem Ende der 80'er Jahre anscheinend erheblich beeinträchtigt haben.

Vor dem Hintergrund einer rapiden Abnahme des Dorschbestandes sind in den letzten Jahren intensive Anstrengungen unternommen worden, die Ursachen für das Ausbleiben starker Nachwuchsjahrgänge auf der Basis historischer Datensätze zu klären. Dabei verweisen die Arbeiten von Berner et al. (1989), Grauman & Yula (1989), Lablaika et al. (1989), Bulgakova & Grauman (1990) und Plikshs et al. (1993) auf die große Bedeutung der Hydrographie für die Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee und Kosior & Netzel (1989) betonen, daß dem Auftreten individuenreicher Jahrgänge stets kräftige Einstromlagen mit einem ausgeprägten Anstieg des Salzgehaltes und der Sauerstoffkonzentration im Tiefenwasser der verschiedenen Laichgebiete des Ostseedorsches vorrausgingen. In einer zusammenfassenden Betrachtung verschiedener Regressionsmodelle zum Einfluß von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration auf die Jahrgangsstärke weist Bagge (1993) jedoch daraufhin, daß wegen des begrenzten Erklärungsgehalts dieser Modelle neben

den hydrographischen auch andere Faktoren berücksichtigt werden müssen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit belegen zwar die grundsätzliche Bedeutung der hydrographischen Bedingungen für den Reproduktionserfolg, die besonders im Verlauf länger anhaltender Stagnationsperioden deutlich hervortritt, sie zeigen andererseits aber auch, daß von der seit 1991 beobachteten Verbesserung der hydrographischen Situation im Bornholmbecken alleine gegenwärtig noch keine nachhaltige Erholung des Bestandes zu erwarten ist. Unter günstigen hydrographischen Bedingungen gewinnen offensichtlich andere Sterblichkeitsursachen stärker an Bedeutung (z. B. Wegfraß) und bedürfen für eine weitergehende Beurteilung ausführlicherer quantitativer Analysen.

5 Zusammenfassung

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist der Einfluß der hydrographischen Bedingungen auf die Verteilung und die Sterblichkeit der Eier des Ostseedorsches im Bornholmbecken. Dazu wurden in den Jahren 1987 bis 1992 intensive Feldarbeiten zur Vertikalverteilung und Häufigkeit der Eier im Jahresgang durchgeführt, die durch experimentelle Untersuchungen zur Eientwicklung in Abhängigkeit von der Temperatur und dem Sauerstoffgehalt ergänzt wurden. Letztere bildeten die Grundlage für die Bestimmung der Sterblichkeitsraten und waren bei der Interpretation der Feldergebnisse von Bedeutung.

Hinsichtlich der Entwicklungsdauer der Eier des Ostseedorsches ergaben sich im mittleren Temperaturbereich (5 - 7 °C) weitgehende Übereinstimmungen mit Literaturangaben für den Nordseekabeljau und dem Dorsch der westlichen Ostsee. Eine Vorverlegung des Schlupfzeitpunktes unter dem Einfluß niedriger Salzgehalte und Sauerstoffkonzentrationen, wie sie im Bereich der Vertikalverteilung der Eier für das Bornholmbecken typisch sind, wurde nicht beobachtet. Der Schlupferfolg betrug bei Sauerstoffgehalten um 8 ml/l im Mittel 30 %, sinkt bei 2 ml O₂/ml auf weniger als 10 % und bei Sauerstoffkonzentrationen unter 2 ml/l starben die Eier frühzeitig. Der Anteil überlebender Eier bei den höchsten Sauerstoffstufen liegt damit etwas unter mittleren Schlupfraten, wie sie für andere Kabeljau-Bestände im Bereich des Nordatlantiks angegeben werden. Nach experimentellen Befunden kommen dafür die niedrigen Salzgehalte (13 - 15 PSU) und eine höhere Belastung der Elterntiere mit halogenierten Kohlenwasserstoffen beim Ostseedorsch als Ursache in Frage. Im Verlauf der Eientwicklung wurden Perioden mit erhöhten Sterblichkeitsraten in der Phase der Zelldifferenzierung, d. h. bei der Gastrulation bis zum Schluß des Blastoporus, und unmittelbar vor dem Schlupf der Larven beobachtet. Während bezüglich der Sterblichkeit in der Phase der Gastrulation ein Einfluß herabgesetzter Sauerstoffgehalte festzustellen war, trat der Anstieg der Sterblichkeit vor dem Schlupf weitgehend unabhängig von der Sauerstoffkonzentration auf.

Die hydrographische Situation war in den Jahren 1987 bis 1989 durch niedrige Sauerstoffgehalte (< 2 ml O₂/ml) im Tiefenwasser gekennzeichnet. 1990 wurde eine leichte Einstromlage im Frühjahr beobachtet, eine nachhaltige Verbesserung der Sauerstoffverhältnisse unterhalb der Halokline trat aber erst

1991 und 1992 in Folge stärker ausgeprägter Einstromlagen auf. Mit dem Eindringen von salz- und sauerstoffreichem Bodenwasser waren hohe horizontale Gradienten in den hydrographischen Bedingungen verbunden, in dem das ehemalige Tiefenwasser unterschichtet und in den östlichen Bereich des Bornholmbeckens verdrängt wurde, während im westlichen Teilgebiet hohe Sauerstoffkonzentration bis zum Grund vorherrschten. Die bis zur Salzgehaltssprungschicht herabreichende winterliche Vertikalkonvektion führte 1987 zu ungewöhnlich niedrigen Temperaturen im Zwischenwasser, das sich von knapp unter 0 °C nur langsam bis auf 2 °C im Sommer erwärmte. Bedingt durch milde Winter war in den nachfolgenden Jahren die Auskühlung der Deckschicht sehr viel geringer, und im Zwischenwasser betrugen die Temperaturen z. T. deutlich über 3 °C.

Für den Untersuchungszeitraum wurden bezüglich der Vertikalverteilung der Eier Unterschiede in Abhängigkeit von der jeweiligen hydrographischen Situation festgestellt. 1987 konzentrierten sich die Eier in einem sehr engen Ausschnitt der Wassersäule zwischen dem kalten Winterwasser und dem sauerstoffarmen Bodenwasser. 1988 und 1989 traten weniger stark ausgeprägte Maxima in der Vertikalverteilung unterhalb der Salzgehaltssprungschicht auf, und von 1990 bis 1992 wurde eine zunehmend gleichmäßigere Verteilung der Eier im Tiefenwasser beobachtet. Die Tiefeneinstellung erweist sich demzufolge als nicht ausschließlich durch die Schwebfähigkeit der Eier und damit von der Dichte bzw. vom Salzgehalt in dem umgebenden Wasserkörper bestimmt, sondern die Temperatur im Zwischenwasser und der Sauerstoffgehalt im Bodenwasser können einen zusätzlichen Effekt auf die Vertikalverteilung der Eier haben.

Mit den Änderungen in der Vertikalverteilung der Eier und der Hydrographie waren Variationen in der Entwicklungstemperatur der Eier verbunden. Die mittlere Umgebungstemperatur der Eier betrug 1987 3.6 °C und lag in den nachfolgenden Jahren bei 5.5 bis 6.5 °C.

Die Horizontalverteilung der Eier zeigt, daß das Bornholmbecken mit der 60 m - Tiefenlinie als Begrenzung ein in sich abgeschlossenes Laichgebiet für den Ostseedorsch darstellt. Zu allen Probennahmeterminen wurden die höchsten Abundanzen an Eiern jeweils im zentralen Untersuchungsgebiet bei Wassertiefen von mehr als 80 m angetroffen.

Hinsichtlich des jahreszeitlichen Auftretens der Hauptlaichzeit deutet sich im Verlauf des Untersuchungszeitraumes eine Verschiebung vom Frühjahr in den Sommer an. In den Jahren 1987 bis 1989 wurden die größten Häufigkeiten der Eier im April und im Mai beobachtet. Dagegen trat die höchste Eiproduktion 1990 im Juni und 1991 sowie 1992 erst Anfang Juli auf. Dabei betrug die Produktion an insgesamt in einer Laichsaison abgelaichten Eiern zwischen $4.44 \cdot 10^{12}$ (1987) und $2.96 \cdot 10^{12}$ (1991). Für 1992 ist eine Abschätzung der Saisonproduktion an abgelaichten Eiern aus methodischen Gründen nicht möglich gewesen.

Die mittleren exponentiellen Sterblichkeitskoeffizienten, die für einzelne Termine innerhalb der Laichsaison und als Jahresdurchschnitt aus der Saisonproduktion der einzelnen Entwicklungsstadien berechnet wurden, variierten zwischen 0.1665 und 0.3355 pro Tag. Unter Berücksichtigung der in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur sehr unterschiedlichen Entwicklungsdauer ergaben sich Sterblichkeiten für die gesamte Eiphasse zwischen 95.1 und 99.6 %. Ein unmittelbarer Einfluß der hydrographischen Bedingungen im Tiefenwasser auf die Höhe der Eisterblichkeit war dabei nicht nachzuweisen. Bedingt durch eine mögliche Überlagerung mit anderen Sterblichkeitsursachen trat ein positiver Effekt der verbesserten Sauerstoffverhältnisse im Umgebungsbereich der Eier nur im Sommer 1991 auf.

Bezogen auf den Zeitraum 1979 bis 1992 ist zwischen der Laichschichtdicke im zentralen Bornholmbecken und der Jahrgangsstärke kein genereller Zusammenhang zu erkennen. Neben den hydrographischen Faktoren, die besonders in Stagnationsperioden eine wesentliche Bedeutung für den Entwicklungserfolg der Eier und der frühen Larvenstadien besitzen und damit den Reproduktionserfolg beim Ostseedorsch maßgeblich bestimmen, sind andere Einflußgrößen zu berücksichtigen, die bei einer substantiellen Verbesserung der hydrographischen Situation zunehmend in den Vordergrund treten können. Der drastische Rückgang der Laichbestandsbiomasse, eine Zunahme der Wegfraßsterblichkeit durch den in der zentralen Ostsee stark angestiegenen Sprottbestand und eine im Vergleich zu anderen Kabeljau-Beständen hohe Schadstoffbelastung der Elterntiere könnte für eine relativ niedrige Jahrgangsstärke in den Jahren 1991 und 1992 verantwortlich sein.

6 Literaturverzeichnis

- Alderdice, D.F. & C.R. Forrester (1971): Effects of salinity, temperature, and dissolved oxygen on early development of the Pazific cod (*Gadus macrocephalus*). J.Fish.Res.Bd.Can. 28:883-902
- Anon. (1990): Surfer Version 4 Reference Manual. Golden Software Inc., Golden, Colorado, USA
- Anon. (1994): Report of the Working Group on Multispecies Assessment in the Baltic. ICES C.M. 1994/Assess: 1
- Antonovicha, L., G.B. Grauman & E. Kondratovich (1978): Soviet investigations on Baltic cod in 1975 and 1976. Annls.Biol. 33: 91-92
- Apstein, C. (1909): Die Bestimmung des Alters pelagisch lebender Fischeier. Mitt. dt. Seefischver. 25: 364-373
- Aro, E. (1989): A review of fish migration patterns in the Baltic. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 190:72-96
- Bagge, O. & A. Müller (1977): The spawning of cod in the Bornholm Basin and the size of the spawning stock. Meeresforsch. 25:172-185
- Bagge, O. & A. Müller (1984): The occurrence of cod eggs and the size of fish eggs in the Bornholm Basin. ICES C.M. 1984/J:17
- Bagge, O. & E. Steffensen (1989): Stock identification of demersal fish in the Baltic. Rapp. P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 190:3-16
- Bagge, O., A. Müller & U.J. Hansen (1978): Mortality of cod eggs in the Bornholm Basin 1978. ICES C.M. 1978/J:16
- Bagge, O., J. Bay & E. Steffensen (1993): Fluctuations in abundance of the Baltic cod (*Gadus morhua*) stock in relation to changes in the environment and the fishery. NAFO Sci.Coun.Studies 18:35-42
- Berner, M. (1960): Untersuchungen über den Dorschbestand (*Gadus morhua* L.) der Bornholm- und Arkonasee in den Jahren 1953-1955. Z.Fisch. 9:481-602

- Berner, M, H. Müller & D. Nehring (1989): The influence of environmental and stock parameters on the recruitment of cod stocks to the east and west of Bornholm, described by regression equations. Rapp.P.-v. Reun. Cons.int.Explor.Mer 190:142-146
- Bonnet, D.D. (1939): Mortality of the cod egg in relation to temperature. Biol. Bull. 76:428-441
- Bradberg, M.J. (1992): Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. Fish.Bull. 90:439-453
- Bronstein, I.N. & K.A. Semendjajew (1973): Taschenbuch der Mathematik. 13.Aufl., Verlag Harri Deutsch, Frankfurt/Main und Zürich, 585 S.
- Bulgakova, T.I. & G.B. Grauman (1990): A model of embryonic period of development in Baltic Sea cod. ICES C.M. 1990/J:30
- Daan, N. (1979): Comparison of estimates of egg production of the Southern Bight cod stock from plankton surveys and market statistic. ICES ELH Symp. DS: 1
- Daan, N. (1981): Comparison of estimates of egg production of the Southern Bight cod stock from plankton surveys and market statistic. Rapp.P.-v. Reun.Cons.int.Explor.Mer 178:242-243
- Dahlberg, M.D. (1979): A review of survival rates of fish eggs and larvae in relation to impact assessments. Mar.Fish.Rev. 41(3):1-12
- Davenport, J. & S. Lönning (1980): Oxygen uptake in developing eggs and larvae of the cod, *Gadus morhua* L. J.Fish Biol. 16:249-256
- Davenport, J., S. Lönning & E. Kjörsvik (1981): Osmotic and structural changes during early development of eggs and larvae of the cod, *Gadus morhua* L. J.Fish Biol. 19:317-331
- Dethleffsen, V. (1977): Influence of DDT and DDE on the embryogenesis and the mortality of larvae of cod (*Gadus morhua* L.). Ber.dt.wiss.Kommn. Meeresforsch. 25:115-148
- DiMichelle, L. & M.H. Taylor (1980): The mechanism of hatching in *Fundulus heteroclitus*: development and physiology. J.Exp.Zool. 217:73-79

- Ehrenbaum, E. & S. Strodthmann (1904): Eier und Jugendformen der Ostseefische. 1. Bericht. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N.F. 6:57-126
- Franck, H. (1985): Zur jahreszeitlichen Variation des thermohalinen Geschehens im westlichen Bornholmbecken. Beitr. Meereskd. 53:3-16
- Freund, R.J. & P.D. Minton (1979): Regression methods. Marcel Dekker Inc., New York und Basel, 261 S.
- Grasshoff, K. (1983): Determination of oxygen. In: K. Grasshoff, M. Ehrhardt & K. Kremling (Hrsg.). Methods of Seawater Analysis: 61-72. Verlag Chemie, Weinheim.
- Grauman, G.B. (1973): Investigations of the factors influencing fluctuations in abundance of Baltic cod. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 164:73-76
- Grauman, G.B. (1974): Investigations on the spawning of Baltic cod in 1968 to 1979. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 166:7-9
- Grauman, G.B. & E. Yula (1989): The importance of abiotic and biotic factors in the early ontogenesis of cod and sprat. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 190:207-210
- Gulland, J.A. (1983): Fish stock assessment - A manual of basic methods. FAO/Wiley Series on food and agriculture 1: 223 S.
- Hamdorf, K. (1961): Die Beeinflussung der Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* GIBB.) durch die Umweltfaktoren O₂-Partialdruck und Temperatur. Z.vergl.Physiol. 44:523-549
- Harding, D. & J.W. Talbot (1973): Recent studies on the eggs and larvae of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the Southern Bight. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 164:261-269
- Heinen, A. (1912): Die planktologischen Fischeier und Larven der Ostsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel N.F. 14:129-189
- Hjort, J. (1914): Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 20:1-228

- Hohendorf, K. (1968): Zur Schwebfähigkeit pelagischer Fischeier in der Ostsee. Ber.dt.wiss.Kommn.Meeresforsch. 19:181-193
- Iversen, S.A. & D.S. Danielsen (1984): Development and mortality of cod (*Gadus morhua* L.) eggs and larvae in different temperatures. In: E. Dahl, D.S. Danielsen, E. Moksness & P. Solemdal (Hrsg.). The propagation of cod, *Gadus morhua* L., Part 1. Flödevigen rapportser 1:49-65
- Kändler, R. (1938): Untersuchungen über das Laichen des Ostseedorsches im Herbst. Kieler Meeresforsch. 2:271-292
- Kändler, R. (1944): Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrten mit dem R.F.D. Poseidon in den Jahren 1925-1938. Ber.dt.wiss.Kommn.Meeresforsch. N.F. 11(2):137-245
- Kändler, R. & E.O. Tann (1965): Investigations on the osmoregulation in pelagic eggs of gadoid and flatfishes in the Baltic, Part I. ICES C.M. 1965, Baltic-Belt Sea Comm. No. 43
- Kjørsvik, E. & S. Lønning (1983): Effects of egg quality on normal fertilisation and early development of the cod, *Gadus morhua* L. J.Fish Biol. 23:1-12
- Kjørsvik, E., A. Stene & S. Lønning (1984): Morphological, physiological and genetic studies of egg quality in cod (*Gadus morhua* L.). In: E. Dahl, D.S. Danielsen, E. Moksness & P. Solemdal (Hrsg.). The propagation of cod, *Gadus morhua* L., Part 1. Flödevigen rapportser 1:67-86
- Kosior, M. & J. Netzel (1989): Eastern Baltic cod stocks and environmental conditions. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 190:159-162
- Krauss, W. & B. Brügge (1991): Wind-produced water exchange between the deep basins of the Baltic. J.Phys.Oceanogr. 21:373-384
- Krenkel, K. (1981): Über das Vorkommen der Eier und Larven von Sprotte (*Sprattus sprattus*) und Dorsch (*Gadus morhua*) in den Jahren 1977-1980. Fischerei-Forschung 19:31-36
- Köster, F.-W. (im Druck): Der Einfluß von Bruträubern auf die Sterblichkeit früher Jugendstadien des Dorsches (*Gadus morhua*) und der Sprotte (*Sprattus sprattus*) in der zentralen Ostsee. Ber.Inst.f.Meeresk., Kiel Nr. 261

- Köster, F.-W. & D. Schnack (im Druck): The role of predation on early life stages of cod in the Baltic. DANA 10: Special issue on Fish and Fisheries in the Baltic
- Kühnhold, W.W. (1974): Investigations on the toxicity of seawater-extracts of three crude oils on eggs of cod (*Gadus morhua* L.). Ber.dt.wiss. Kommn.Meeresforsch. 23:165-180
- Lablaika, I.A., S.A. Hoziosky & M. Kalejs (1989): Abundance dynamics of Eastern Baltic cod stocks and related factors. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int. Explor.Mer 190:163-165
- Larsson, P.-O. (1993): Recent development of the cod stocks around Sweden and possible reproduction disturbances. Workshop on Reproduction Disturbances in Fish, Uppsala, Sweden, 20-22 October 1993
- Laurence, G.C. & C.A. Rogers (1976): Effects of temperature and salinity on comparative embryo development and mortality of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.). J.Cons.int. Explor.Mer 36(3):220-228
- Lebedek, W. (1978): Occurrence and distribution of sprat and cod eggs and larvae in the southern Baltic in 1977. ICES C.M. 1978/J:15
- Lehmann, A. (1992): Ein dreidimensionales baroklines wirbelauflösendes Modell der Ostsee. Ber.Inst.f.Meeresk., Kiel Nr. 231
- Lindblom, R. (1973): Abundance and horizontal distribution of pelagic eggs and larvae in the Baltic Sea 1967-1971. Medd. fra Havfiskelaboratoriet Lysekil 140:9-28
- Matthäus, W. (1990): Langzeittrends und Veränderungen ozeanologischer Parameter während der gegenwärtigen Stagnationsperiode im Tiefenwasser der zentralen Ostsee. Fisch.-Forsch. 28 (3): 25-34
- Matthäus, W. & H. Franck (1992): Characteristics of major Baltic inflows - a statistical analysis. Cont.Shelf.Res. 12:1375-1400
- May, R.C. (1974): Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. In: J.H.S. Blaxter (Hrsg.), The early life history of fish: 3-19, Springer Verlag Berlin

- McGurk, M.D. (1986): Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 34:227-242
- Mielck, W. & C. Künne (1935): Fischbrut- und Plankton-Untersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer "Poseidon" in der Ostsee, Mai-Juni 1931 *Wiss.Meeresunters. Abt. Helgoland N.F.* 19:1-120
- Müller, A. (1976): Fish eggs and larvae in the Bornholm Basin in 1973-1975. *Ber.dt.wiss.Kommn.Meeresforsch.* 24:332-338
- Müller, A. (1988): Vertical distribution of ichthyoplankton in the Bornholm Basin. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 6:341-347
- Müller, A. & O. Bagge (1977): The mortality of cod eggs, the spawning of cod and the biomass of the spawning stock in the Bornholm Basin. *ICES C.M.* 1977/P:14
- Müller, A. & O. Bagge (1984): The occurrence of cod eggs and the size of fish eggs in the Bornholm Basin. *ICES C.M.* 1984/J:17
- Müller, A. & T. Pommeranz (1984): Vertical distribution of fish eggs in the Bornholm Basin. *Int.Symp.Early Life History of Fishes and 8th Annual Larval Fish Conference, Vancouver 1984*
- Müller, A. & H. Schulz (1988): Fecundity investigations on cod in the Bornholm Basin in 1987. *ICES C.M.* 1988/J:18
- Nehring, D. (1990a): Die hydrographisch-chemischen Bedingungen in der westlichen und zentralen Ostsee im Jahre 1988. *Fisch.-Forsch.* 28(2):7-18
- Nehring, D. (1990b): Die hydrographisch-chemischen Bedingungen in der westlichen und zentralen Ostsee im Jahre 1989. *Fisch.-Forsch.* 28(3):35-45
- Nehring, D. & E. Francke (1988): Die hydrographisch-chemischen Bedingungen in der westlichen und zentralen Ostsee im Jahre 1987. *Fisch.-Forsch.* 26(3):43-52
- Nehring, D. & W. Matthäus (1991): Current trends in hydrographic and chemical parameters and eutrophication in the Baltic Sea. *Int.Revue ges. Hydrobiol.* 76(3):297-316

- Nissling, A. (1993): Survival of eggs and yolk sack larvae of Baltic cod (*Gadus morhua*) at low oxygen levels at different salinities. ICES 1993 Symposium on Cod and Climate Change / Poster No. 36
- Nissling, A. & L. Westin (1991a): Egg mortality and hatching rate of Baltic cod (*Gadus morhua*) in different salinities. Mar.Biol. 111:29-32
- Nissling, A. & L. Westin (1991b): Egg buoyancy of Baltic cod (*Gadus morhua*) and its implications for cod stock fluctuations in the Baltic. Mar.Biol. 111:33-35
- Ohldag, S. (1991): Der Einfluß von Sauerstoffmangel auf die Entwicklung von Dorscheiern. Diplomarbeit, Universität Kiel. 35 S.
- Ohldag, S., D. Schnack & U. Waller (1991): Development of Baltic cod eggs at reduced oxygen concentration levels. ICES C.M.1991/J:39
- Page, F.H. & K.T. Frank (1989): Spawning time and egg stage duration in Northwest Atlantic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks with emphasis on Georges and Browns Bank. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 46(Suppl.1):68-81
- Pedersen, B.H., K. Buchmann & M. Köie (1993): Baltic larval cod *Gadus morhua* are infested with a protistan endoparasite in the yolk sack. Dis.Aquat.Org. 16:29-33
- Pommeranz, T., H. Fischer, C. Herrman, A. Kühn & K. Ohme (1979): The multiple high-speed zooplankton sampler "Messhai". ICES C.M. 1979/Poster 4
- Riley, J.D. (1974): The distribution and mortality of sole eggs (*Solea solea* L.) in inshore areas. In: J.H.S. Blaxter (Hrsg.), The early life history of fish: 39-52, Springer Verlag Berlin
- Rollefsen, G. (1930): Observations on cod eggs. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int. Explor.Mer 65:31-34
- Rollefsen, G. (1932): The suceptibility of cod eggs to external influences. J.Cons.int.Explor.Mer 7:367-373

- Rosenthal, H. & D.F. Alderdice (1976): Sublethal effects of environmental stressors, natural and pollutional, on marine fish eggs and larvae. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 33:2047-2065
- Sachs, L. (1974): *Angewandte Statistik*. 6.Aufl., Springer Verlag Berlin. 545 S.
- Sameoto, D.D., L.O. Jaroszynski & W.B. Fraser (1980): BIONESS, a new design in multiple net zooplankton samplers. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 37:722-724
- Saville, A. & D. Schnack (1981): Some thoughts on the current status of studies of fish egg and larval distribution and abundance. *Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer* 178:153-157
- Serigstad, B. (1987): Oxygen uptake of developing fish eggs and larvae. *Sarsia* 72:369-371
- Schmidt, J. (1930): Racial investigations. X. The Atlantic cod (*Gadus callarias* L.) and local races of the same. *C.R.Tav.Lab. Carlsberg* 18(6):1-88
- Sick, K. (1965): Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and the Danish Belt Sea. *Hereditas* 54:19-48
- Siefert, R.E. & W.A. Spoor (1974): Effects of reduced oxygen on embryos and larvae of the White Sucker, Coho Salmon, Brook Trout, and Walleye. In: J.H.S. Blaxter (Hrsg.). *The early life history of fish*: 487-498. Springer Verlag Berlin
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (1981): *Biometry*. 2nd edition, W.H. Freeman and Company San Francisco. 859 S.
- Smith, P.E. & S.L. Richardson (1977): Standard techniques for pelagic fish egg and larval surveys. *FAO Fish.Techn.Pap.* 175:100 S.
- Steedman, H.R. (1976): Zooplankton fixation and preservation. *UNESCO Monogr.Oceanogr.Methodol.* 4, 350 S.
- Sundness, G., H. Leivestad & O. Iversen (1965): Buoyancy determination of eggs from the cod (*Gadus morhua* L.). *J.Cons.int.Explor.Mer* 29:249-252

- Thompson, B.M. & J.D. Riley (1981): Egg and larval development studies in the North Sea cod (*Gadus morhua* L.). Rapp.P.-v.Reun.Cons.int. Explor. Mer 178:553-559
- Uzars, D., M. Plikshs, G. Grauman, M. Kalejs & T. Baranova (1991): Cod distribution and spawning in the Gotland Basin in the 1980'ies. ICES C.M.1991/J:5
- Weber, W. (1989): A review of stock assessment of cod in the Baltic. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer 190:224-234
- Westernhagen, H. von (1970): Erbrütung der Eier von Dorsch (*Gadus morhua*), Flunder (*Pleuronectes flesus*) und der Scholle (*Pleuronectes platessa*) unter kombinierten Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen. Helgolänger Wiss. Meeresunters. 21:21-102
- Westin, L. & A. Nissling (1991): Effects of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod (*Gadus morhua*), and its implications for cod stock fluctuations in the Baltic. Mar.Biol.108:5-9
- Wiebe, P., K.H. Burt, S.H. Boyd & A.W. Morton (1976): A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. J.Mar.Res. 34:313-326
- Wieland, K. (1987): Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea). ICES C.M.1987/G:56
- Wieland, K. (1988): Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) in May and June 1986. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 6:331-340
- Wieland, K. (1989a): Small-scale vertical distribution and mortality of cod and sprat eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) during two patch studies in 1988. ICES C.M. 1989/J:19
- Wieland, K. (1989b): Vertical distribution of cod and sprat eggs in the central Bornholm Basin (Baltic Sea) related to different hydrographic conditions in 1986 and 1988. ICES C.M. 1989/J:20

- Wieland, K. & F. Zuzarte (1991): Vertical distribution of cod and sprat eggs and larvae in the Bornholm Basin (Baltic Sea) 1987-1990. ICES C.M. 1991/J:37
- Wieland, K., U. Waller & D. Schnack (im Druck): Development of Baltic cod eggs at different levels of temperature and oxygen content. DANA 10: Special issue on Fish and Fisheries in the Baltic
- Willers, F.A. (1971): Methoden der praktischen Mathematik. 4.Aufl., Verlag Walter de Gruyter, Berlin und New York. 445 S.
- Ziljstra, J.J. & J.I. Witte (1985): On the recruitment of 0-group plaice in the North Sea. Neth.J.Zool. 35:360-376

7 Anhang

Tab. A1 (Forts.)-

[illegible]

*: 1987–1990 Station aus genehmigungsrechtlichen Gründen 5 sm westlich der Standardposition

*: Abweichungen von den Standardpositionen wegen ungünstiger Eisverhältnisse

Tab. A2: Fangtiefen und Anzahl Parallelproben zur Untersuchung der Vertikalverteilung der Dorscheier.

Tiefen- stufe (m)	Termin der Probenahme								
	28.-29.4.87	5.-6. 7.87	2.-4.7.88	28.-30.5.89	31.5.-2.6.90	29.-30.5.91	8.-10.7.91	9.-10.4.92	21.-22.5.92
40	6	5		5	5	5	5	6	5
45		5	4	5	5	5	5	6	5
50	6	5	5	5	5	5	5	5	5
55	6	5	5	5	5	5	5	5	5
60	6	5	5	5	5	5	5	5	5
65	6	5	5	5	5	5	5	5	5
70	6	5	5	5	5	5	5	5	5
75	6	5	5	5	5	5	5	5	5
80	6	5	5		5	5	5	5	5
85	6		1			5	3	5	5
90	6					5			5
Tiefe:	95 m	84 m	89 m	83 m	90 m	95 m	90 m	90 m	95 m

Tab. A3: Entwicklungsdauer der Dorscheier (Zeit von der Befruchtung bis zum jeweiligen Stadienende, bei Stadium IV Zeitpunkt an dem 50 % der Larven geschlüpft waren, --- : nicht genügend Material, + : Eier abgestorben, * : Mittelwerte zweier Parallelen).

Ansatz 1: April '91, 2 °C						
Stadium	O ₂ -Gehalt (ml/l)					
	7.7	5.2	4.5	3.4	2.6	1.3
IA	4.75	---	4.92	---	4.83	5.17
IB	7.25	---	7.83	---	7.67	8.08
II	13.08	---	13.33	---	---	+
III	22.08	---	21.95	---	---	
IV	27.42	---	---	---	---	
Ansatz 2: Juli '91, 6 °C						
Stadium	O ₂ -Gehalt (ml/l)					
	7.4	4.7	3.6	2.7	2.3	1.1
IA	2.38	2.38	2.38	2.38	2.38	2.38
IB	3.83	3.83	3.83	3.83	3.83	3.83
II	6.46	6.46	6.46	6.46	6.46	+
III	11.50	11.50	11.50	11.50	11.50	
IV	15.25	15.29	15.30	15.17	15.42	
Ansatz 2: Juli '91, 7 °C						
Stadium	O ₂ -Gehalt (ml/l)					
	7.3	4.7	3.6	2.6	2.0	1.0
IA	1.96	1.96	1.96	1.96	1.96	1.96
IB	3.63	3.63	3.63	3.63	3.63	3.63
II	5.75	5.75	5.75	5.75	5.75	+
III	10.25	10.25	10.25	10.25	+	
IV	13.71	13.73	13.54	13.92		
Ansatz 3: Juli '91, 6 °C						
Stadium	O ₂ -Gehalt (ml/l)					
	7.4	4.7	3.6	2.7	2.3	1.1
IA	2.33	2.33	2.33	2.33	2.33	2.38
IB	4.17	4.17	4.17	4.17	4.17	+
II	6.96	6.96	6.96	6.96	6.96	
III	11.96	11.96	11.96	11.96	11.96	
IV	16.16	16.47	16.11	16.41	16.50	
Ansatz 3: Juli '91, 7 °C						
Stadium	O ₂ -Gehalt (ml/l)					
	7.3	4.7	3.8	2.6	2.0	1.0
IA	1.96	1.96	1.96	1.96	1.96	1.96
IB	3.58	3.58	3.58	3.58	3.58	+
II	5.83	5.83	5.83	5.83	5.83	
III	10.00	10.00	10.00	10.00	+	
IV	13.08	13.17	13.08	13.62		

Tab. A3 (Forts.).

Ansatz 4: Mai '92, 5.7 °C *						
		O ₂ -Gehalt (ml/l)				
Stadium	8.0	6.4	5.1	3.6	2.0	
IA	2.29	2.29	2.29	2.29	2.29	
IB	3.75	3.75	3.75	3.75	3.75	
II	6.67	6.67	6.67	6.67	6.67	
III	11.67	11.67	11.67	11.67	11.67	
IV	13.10	13.03	12.79	13.96	+	

Ansatz 5: Mai '92, 5.7 °C *						
		O ₂ -Gehalt (ml/l)				
Stadium	8.0	6.4	5.1	3.6	2.0	
IA	2.25	2.25	2.25	2.25	2.25	
IB	3.79	3.79	3.79	3.79	3.79	
II	6.75	6.75	6.75	6.75	6.75	
III	11.75	11.75	11.75	11.75	12.17	
IV	13.53	13.51	13.22	13.80	13.55	

Ansatz 6: Juli '92, 5 °C *						
		O ₂ -Gehalt (ml/l)				
Stadium	6.3	6.5	5.1	3.6	2.1	
IA	3.33	3.33	3.33	3.33	3.33	
IB	5.33	5.33	5.33	5.33	5.33	
II	8.46	8.46	8.46	8.46	8.46	
III	14.79	14.96	14.96	15.04	15.04	
IV	17.02	16.96	17.00	17.00	17.61	

Ansatz								
Stadium	6: Juli '92			7: Juli '92			8: Juli '92	9: Juli '92
	3 °C	4 °C	5 °C	3 °C	4 °C	5 °C	4 °C	5 °C
IA	4.54	4.04	3.29	4.46	3.79	3.13	4.00	3.17
IB	7.29	6.63	5.38	7.21	6.33	4.96	6.71	5.17
II	11.17	9.67	8.46	10.54	9.00	8.21	9.50	8.13
III	20.08	16.21	14.79	19.29	15.29	14.46	15.79	14.25
IV	24.56	20.91	16.54	23.73	20.40	16.31	---	---

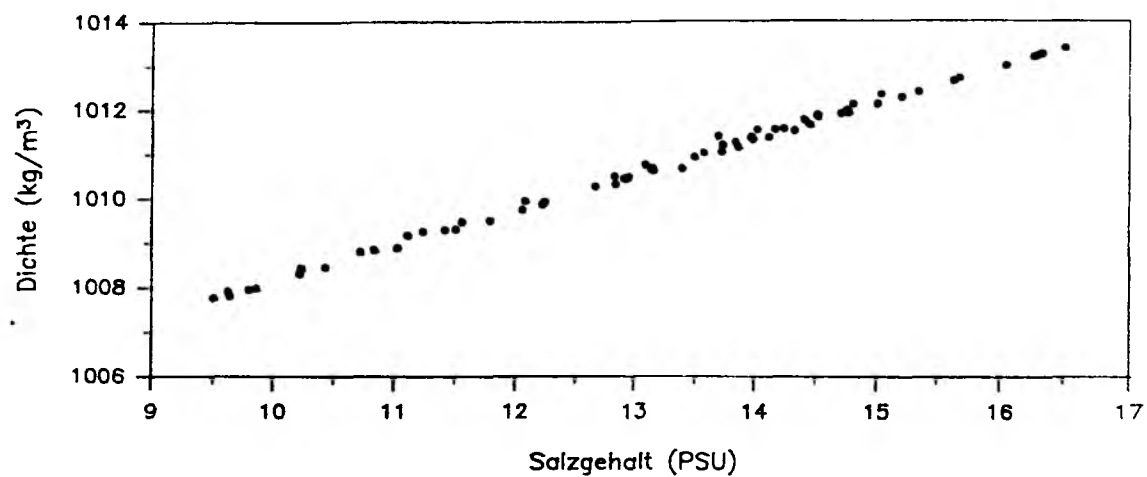


Abb. A1: Zusammenhang zwischen der Dichte und dem Salzgehalt im Bereich der Vertikalverteilung der Dorscheier.

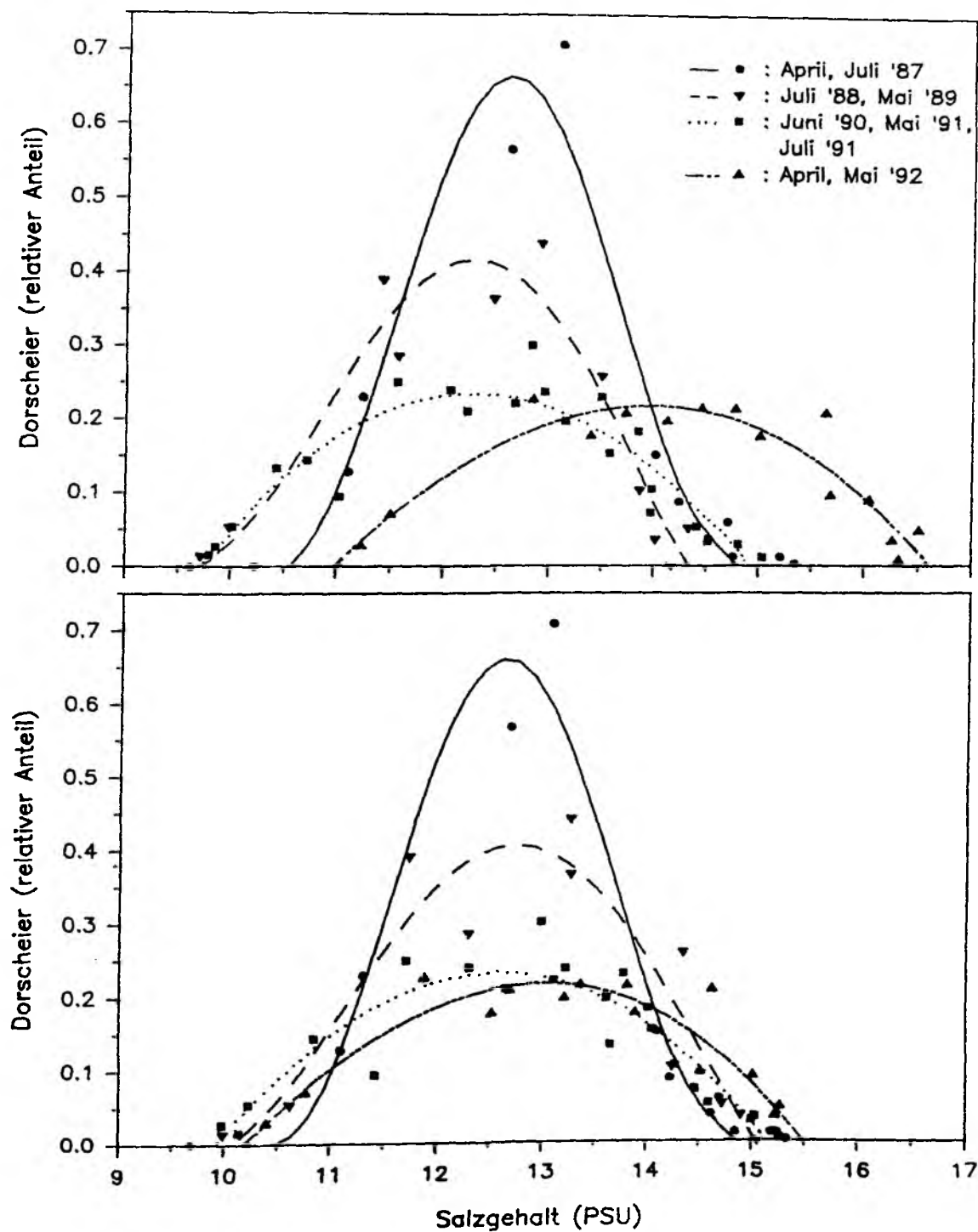


Abb. A2: Verteilung der Dorscheier bei den beobachteten (oben) und den standardisierten Salzgehalten (unten).

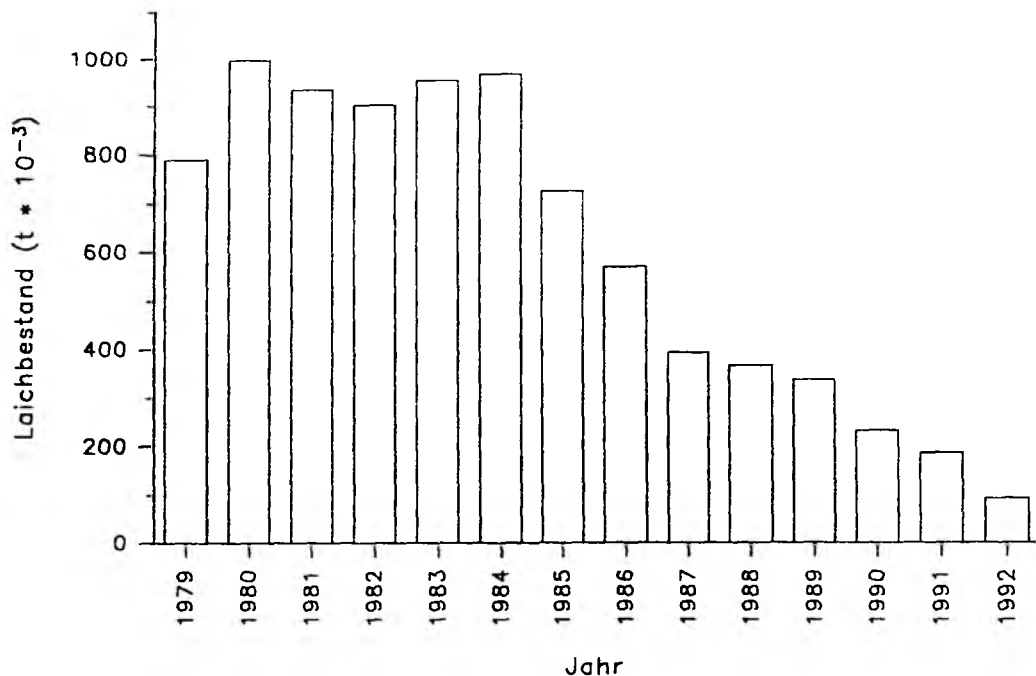


Abb. A3: Entwicklung der Laichbestandsbiomasse des Dorsches in der zentralen Ostsee von 1979 bis 1992 (nach Anon. 1994).

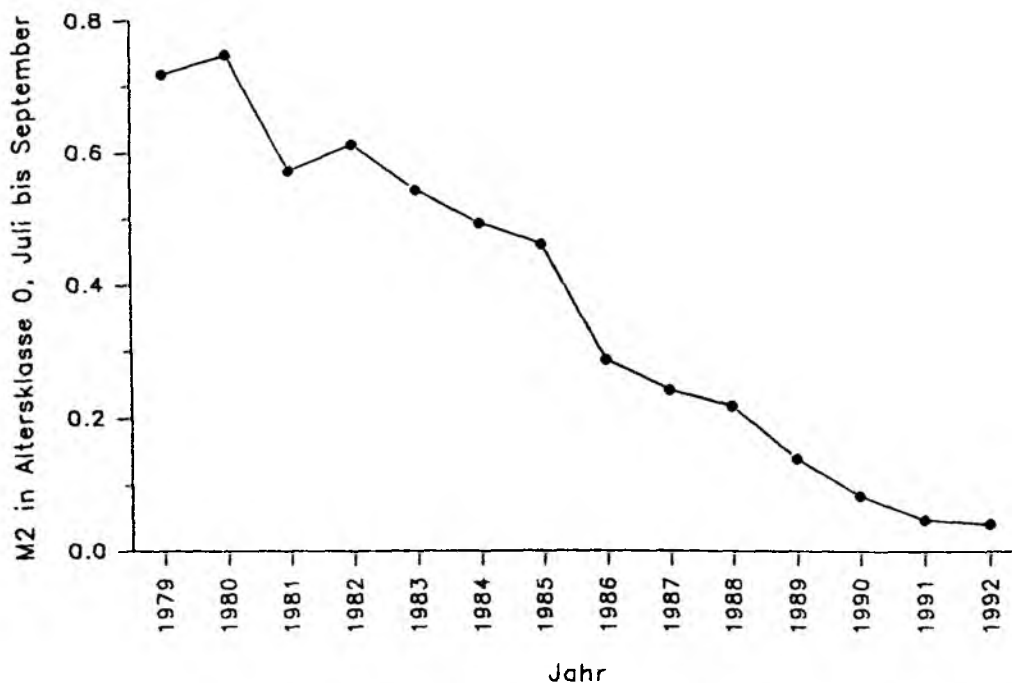


Abb. A4: Exponentielle Koeffizienten der Wegfraßsterblichkeit, M2, für Dorsche der Altersklasse 0 in der zentralen Ostsee im 3. Quartal für die Jahre 1979 bis 1994 (nach ICES "Working Group on Multispecies Assessment in the Baltic", Köster pers. Mittlg.).

BERICHTE AUS DEM INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
Verzeichnis der veröffentlichten Arbeiten

-
- | | | |
|-----|---|---|
| 1 | (1973) FECHNER, H. | Orthogonale Vektorfunktionen zur stetigen Darstellung von meteorologischen Feldern auf der Kugeloberfläche |
| 2 | (1974) SPETH, P. | Mittlere Meridionalschnitte der verfügbaren potentiellen Energie für jeden Januar und Juli aus dem Zeitraum 1967 bis 1972 |
| 3 | (1974) SPETH, P. | Mittlere Horizontalverteilungen der Temperatur und der verfügbaren potentiellen Energie und mittlere Meridionalschnitte der Temperatur für jeden Januar und Juli aus dem Zeitraum 1967 bis 1972 |
| 4 | (1974) DEFANT, Fr. | Das Anfangstadium der Entwicklung einer baroklinen Wellenstörung in einem baroklinen Grundstrom |
| 5 | (1974) FECHNER, H | Darstellung des Geopotentials der 500 mb-Fläche der winterlichen Nordhalbkugel durch natürliche Orthogonalfunktionen |
| 7 | (1974) SPETH, P. | Die Veränderlichkeit der atmosphärischen Zirkulation, dargestellt mit Hilfe energetischer Größen |
| 8 | (1975) SKADE, H. | Eine aerologische Klimatologie der Ostsee. Teil I - Textband |
| 9 | (1975) SKADE, H. | Eine aerologische Klimatologie der Ostsee. Teil II - Abbildungsband |
| 10 | (1975) MÖLLER, H. | Bestimmungstafeln für die Fischparasiten der Kieler Bucht |
| 11 | (1975) KEUNECKE, K.H.,
KOHN, H.,
KRAUSS, W.,
MIOSGA, G.,
SCHOTT, F.,
SPETH, P.,
WILLEBRAND, J.,
ZENK, W. | Baltic 75 - Physikalischer Teil
Messungen des IfM, der FWG und der DFVLR |
| 13 | (1975) RUMOHR, H. | Der Einfluß von Temperatur und Salinität auf das Wachstum und die Geschlechtsreife von nutzbaren Knochenfischen (Eine Literaturstudie) |
| 14 | (1975) PULS, K.E.,
MEINCKE, J. | General Atmospheric Circulation and Weather Conditions in the Greenland-Scotland Area for August and September 1973 |
| 15 | (1975) MÖLLER, H. | Bibliography on parasites and diseases of marine fishes from North Sea and Baltic Sea |
| 16 | (1975) LÖBE, D. | Schwermetall-Kontamination von Phytoplankton unter natürlichen Verhältnissen und in Laborkulturen |
| 17 | (1976) BEHR, H.D. | Untersuchungen zum Jahresgang des atmosphärischen Wärmehaushalts für das Gebiet der Ostsee. Teil I - Textband |
| 18 | (1976) BEHR, H.D. | Untersuchungen zum Jahresgang des atmosphärischen Wärmehaushalts für das Gebiet der Ostsee. Teil II - Abbildungsband |
| 19 | (1976) BROCKMANN, Ch.,
MEINCKE, J.,
PETERS, H.,
SIEDLER, G.,
ZENK, W. | GATE - Oceanographic Activities on FRG-Research Vessels |
| 20a | (1977) WILLEBRAND, J. | Inverse Analysis of the Trimooored Internal Wave Experiment (IWEX) Part 1 |
| 20b | MÜLLER, P.,
OLBERS, D.J. | Part 2 |
| 21 | (1976) MÖLLER, H. | Die Biologie des Flachwassers vor der westdeutschen Ostseeküste und ihre Beeinflussung durch die Temperatur - eine Literaturstudie |